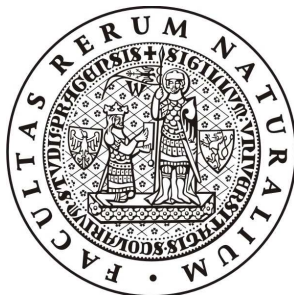


Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze

Katedra zoologie



Diplomová práce

Ontogenetický vývoj kostry končetin u žab

Development of the limb skeleton in the Anura

Bc. Martina Kocábková

Vedoucí práce:

Prof. RNDr. Zbyněk Roček, DrSc.

Konzultanti:

Mgr. Martin Šandera

Mgr. Tomáš Přikryl

Praha 2010

Poděkování

Úvodem bych ráda poděkovala vedoucímu diplomové práce, Prof. RNDr. Zbyňku Ročkovi, DrSc., za velikou pomoc a trpělivost při vedení diplomové práce. Velké poděkování si také zaslouží oba konzultanti, Mgr. Martin Šandera a Mgr. Tomáš Přikryl, za pomoc při sběru materiálu a taktéž za poskytnutí mnoha cenných rad a zkušeností.

Děkuji také Mgr. Robertu Černému, PhD. a dalším kolegům za pomoc při práci v laboratoři.

Zvláštní dík náleží mé rodině a přátelům za podporu po celou dobu studia.

Prohlašuji, že jsem diplomovou práci vypracovala samostatně, pouze s použitím citované literatury.

.....

Abstrakt

Ačkoli byla morfologie žab předmětem již několika studií, výsledky jsou často neúplné a matoucí. Existuje pouze několik detailních studií zabývajících se morfologickou variabilitou v ontogenetickém vývoji žabích končetin a tyto výsledky jsou obtížně vzájemně srovnatelné. Proto jsem se rozhodla zmapovat některé rozmanitosti, se kterými se můžeme setkat v průběhu ontogeneze těchto elementů.

Tato práce je založená na srovnávání ontogenetických sérií devíti druhů žab, které reprezentují základní lokomoční typy. Výsledky ukazují, že základní vývojový vzorec je podobný. Nicméně v detailech vývoje existují určité odlišnosti, spojené hlavně s vývojem karpu a tarzu.

Klíčová slova: žáby, kostra, končetiny, vývoj

Abstract

Although the morphology of frogs has been the subject of several studies, results of these are often incomplete and confusing. There are only several detailed studies of morphological variability in ontogeny of anuran limbs and even these results are difficult to compare. Therefore I have decided to map some of the diversity encountered in the ontogeny of these elements.

This study is based on comparative study of ontogenetic series of nine anuran species which are representing the principal locomotor types. The results support that the basic developmental pattern was similar in all species. However there are some differences in details of ontogeny which are involved in the differentiation of carpus and tarsus.

Key words: Anura, skelet, limbs, development

Obsah

1. Úvod	6
2. Materiál a metodika	10
3. Výsledky	15
3. 1. <i>Discoglossus pictus</i>	15
3. 1. 1. Morfologie přední končetiny - adult	15
3. 1. 2. Morfogeneze přední končetiny	16
3. 1. 3. Morfologie zadní končetiny - adult	19
3. 1. 4. Morfogeneze zadní končetiny	20
3. 2. <i>Bombina bombina</i> + <i>Bombina variegata</i>	22
3. 2. 1. Morfologie přední končetiny - adult	22
3. 2. 2. Morfogeneze přední končetiny	23
3. 2. 3. Morfologie zadní končetiny - adult	25
3. 2. 4. Morfogeneze zadní končetiny	26
3. 3. <i>Xenopus laevis</i>	28
3. 3. 1. Morfologie přední končetiny - st. 66	28
3. 3. 2. Morfogeneze přední končetiny	28
3. 3. 3. Morfologie zadní končetiny - st. 66	30
3. 3. 4. Morfogeneze zadní končetiny	31
3. 4. <i>Pelobates fuscus</i>	33
3. 4. 1. Morfologie přední končetiny - st. 65	33
3. 4. 2. Morfogeneze přední končetiny	34
3. 4. 3. Morfologie zadní končetiny - st. 65	36
3. 4. 4. Morfogeneze zadní končetiny	37
3. 5. <i>Bufo bufo</i>	39
3. 5. 1. Morfologie přední končetiny - st. 66	39
3. 5. 2. Morfogeneze přední končetiny	40
3. 5. 3. Morfologie zadní končetiny - st. 66	42
3. 5. 4. Morfogeneze zadní končetiny	43
3. 6. <i>Rana dalmatina</i> + <i>Rana temporaria</i>	45
3. 6. 1. Morfologie přední končetiny - st. 66	45
3. 6. 2. Morfogeneze přední končetiny	46
3. 6. 3. Morfologie zadní končetiny - st. 66	48
3. 6. 4. Morfogeneze zadní končetiny	48
3. 7. <i>Polypedates leucomystax</i>	51
3. 7. 1. Morfologie přední končetiny - adult	51
3. 7. 2. Morfogeneze přední končetiny	52
3. 7. 3. Morfologie zadní končetiny - adult	53
3. 7. 4. Morfogeneze zadní končetiny	54
4. Shrnutí výsledků	57
5. Diskuze	61
5. 1. <i>Přední končetina</i>	61
5. 1. 1. Proximální část končetiny	61
5. 1. 2. Karpální oblast	62
5. 1. 3. Terminální část končetiny	67
5. 1. 4. Průběh osifikace	68
5. 2. <i>Zadní končetina</i>	69
5. 2. 1. Proximální část končetiny	69
5. 2. 2. Distální řada tarzu	72
5. 2. 3. Terminální část končetiny	77
5. 2. 4. Průběh osifikace	78
5. 3. <i>Poznámky ke stavbě prepollexu a prehallaxu</i>	79
6. Závěr	80
6. 1. <i>Evoluční hledisko</i>	80
6. 2. <i>Ekologické hledisko</i>	81
7. Seznam literatury	82

1. Úvod

Žáby (Anura) mají v rámci obojživelníků bezesporu největší pohybovou variabilitu, která jim dopomohla k osídlení různých typů prostředí. Za nejodvozenější způsob lokomoce se považuje skákání neboli saltatorní pohyb. Žáby jsou také zdatnými plavci, mnoho druhů se pohybuje lezením či šplháním. Neméně významnou schopností je zahrabávání se do substrátu.

Všechny tyto způsoby pohybu jsou umožněny vysoce specializovanou morfologií končetin. Ta zahrnuje přítomnost dlouhého proximálního elementu (humerus, resp. femur), na který navazují splynulé kosti předloktí (radioulna), resp. holeně (tibiofibula). Zadní končetinu charakterizuje prodloužení první řady tarzálních kůstek (tibiale a fibulare). Pro pohyb jsou také důležité prsty, které jsou na přední končetině čtyři a na zadní končetině jich bývá pět (kromě dvou výjimek – *Psyllophryne didactyla* z čeledi Brachycephalidae a *Didynamipus sjoestedti* z čeledi Bufonidae, které mají pouze prsty čtyři, viz. Duellman a Trueb, 1994). Neméně významným morfologickým znakem je přítomnost prstům podobného výrůstku, tzv. prepollexu (resp. prehalluxu).

Skelet obojživelníků je velmi unikátní. Snad právě proto se jeho studiem, zvláště v nedávné době, zabývala řada autorů.

Téma evolučního původu končetin a vzniku samotných tetrapodů je intenzivně diskutováno v mnoha pracech - např. Holmgren (1933), Westoll (1943), Eaton (1951, 1960), Szarski (1962), Ahlberg a Milner 1994), Laurin a kol. (2000), Carroll (2001, 2007), Coates a kol (2002), Daeschler a kol. (2006), Shubin a kol. (2006), Vorobyeva (2009).

Detailně prostudování byly především primitivní devonští obojživelníci z rodu *Ichthyostega* a *Acanthostega*. Zevrubný popis jejich anatomie zaznamenali např. Jarvik (1955, 1980, 1996), Ahlberg (1991), Clack a Coates (1995). Dalším devonským zástupcem, tentokrát rodem *Tulerpeton*, se zabývali Lebedev a Coates (1995).

Na tyto skupiny navázali v karbonu již pokročilejší formy obojživelníků. Oproti předchozím formám u nich došlo k redukci prstů - zadní končetina již byla pentadaktylní a přední měla dokonce jen čtyři prsty (Holmes, 1984; Godfrey, 1989; Roček, 2002). Vznikem pětiprstého vzoru končetiny z pravděpodobně původní končetiny polydaktylní, tj. redukcí prstů v průběhu fylogeneze tetrapodů, se zabývali např. Alberch a Gale (1985), Coates a Clack (1990), Galis a kol. (2001, 2002) a Hamrick (2002).

Evoluční původ recentních skupin obojživelníků studovali např. Hecht (1962, 1963) a Milner (1993).

Za předchůdce žab se považuje magadaskarský *Triadobatrachus mossinoti* z raného triasu. S moderními žáby ho spojuje většina kosterních znaků (lebka, zkrácený trup), dosud si však zachoval některé znaky po temnospondylních předcích - zbytek ocasu a nesrostlé kosti předloktí a bérce. Skákavého pohybu ještě nebyl schopen a pravděpodobně tvořil sesterskou vývojovou linii ke skupině Anura (Rage a Roček, 1989; Roček a Rage, 2000).

Ze spodní jury pochází nejstarší zástupce pravých žab, *Prosalirus bitis*. Struktura jeho kosterních znaků naznačuje, že už mohl být schopen skákavého pohybu (Shubin a Jenkins, 1995; Roček, 2000). Ze střední jury se dochovali například zástupci rodu *Notobatrachus* (Baéz a Nicoli, 2008) a *Eodiscoglossus* (Evans a kol., 1990; Hecht, 1970). Fosilní žáby z přelomu období jura – křída studovali Gao a Wang (2001) a samotnými křídovými žáby se detailně zabývali např. Baéz a kol. (2000), Trueb a kol. (2005), Baéz a Sanchiz (2007). Hlavní mesozoické zástupce skupiny Anura shrnul ve svém díle Roček (2000).

Fosilní zástupce recentních čeledí žab popisovali např. Noble (1924), Zwifel (1956), Baez (1996) a Henrici a Baéz (2001).

Anatomií a tělním plánem žab se všeobecně zabývali Gaupp (1986), Duellman a Trueb (1994) a Handrigan a Wassersug (2007).

Základním pilířem pro studium ontogeneze žab jsou tzv. tabulky normálního vývoje, které umožňují jeho rozčlenění na jasně definovaná stadia. Nejpoužívanějšími jsou bezpochyby práce, jejichž autory jsou Gosner (1960) a Nieuwkoop a Faber (1967). Dílo Nieuwkoopa a Fabera (1967), ač psané pro druh *Xenopus laevis*, je vzhledem ke své přehlednosti a větší podrobnosti univerzálně použitelné. Taktéž umožňuje podrobnější rozfázování ontogenetického vývoje, na rozdíl od práce Gosnera (1960), čímž se podchytí i drobné odchylky a je možné detailnější srovnávání.

V rané fázi vývoje se končetina nachází v podobě končetinového pupene. Vývoj tohoto končetinového základu byl studován hlavně u ocasatých obojživelníků (např. Harrison, 1915; Borkhvardt 1996, 2000, 2001; Hinchliffe, 2002).

S tímto tématem úzce souvisí formování prstů (v podobě tzv. prstového oblouku) a jejich vzájemné oddělení pomocí apoptózy (např. Cameron a Fallon, 1977; Maden, 1981; Alberch a Gale, 1983). Původ a zakládání skeletálních elementů končetin tetrapodů je popsali ve svých pracích Holmgren (1933) a Shubin a Alberch (1986).

Mnoho autorů se zabývalo morfologií jednotlivých druhů žab nebo jen skupinkou blízce příbuzných druhů. Ritland (1955) popsal postkraniální morfologii žáby *Ascaphus truei* (Ascaphidae). Skeletální znaky druhu *Leiopelma hamiltoni* (Leiopelmatidae) byly definovány v práci Stephenson (1960). Wiens (1989) popisoval ontogenetický vývoj kostry u druhu *Spea bombifrons* z čeledi Pelobatidae. Na jeho práci navázali Banbury a Maglia (2006) studiem blízce příbuzného druhu, *Spea multiplicata*. Zástupce stejné čeledi, druh *Scaphiopus intermontanus*, si vybrali jako objekt studia i Hall a Larsen (1998). Zástupcem čeledi Discoglossidae, druhem *Discoglossus sardus*, se zabývaly Pugener a Maglia (1997).

Ontogenetický vývoj skeletu u zástupce z čeledi Ranidae, druhu *Pyxicephalus adspersus*, zaznamenali Haas (1999) a Sheil (1999). Studium ontogeneze u zástupce čeledi Bombinatoridae, druhu *Bombina orientalis*, provedly Maglia a Pugener (1998).

Sedláčková (1999) ve své diplomové práci porovnávala rozdíly v ontogenetickém vývoji mezi druhy *Bombina bombina* a *Bombina variegata* (Bombinatoridae). Canatella a Trueb (1988) se zaměřili na studium linie pipidů. Jako komplexní studii kostry druhu *Xenopus laevis* (Pipidae) pojali své dílo Trueb a Hanken (1992). Osteologický popis zástupce stejné čeledi, druhu *Pipa pipa*, provedly Trueb a kol. (2000).

Vývoj končetin u žáby s přímým ontogenetickým vývojem zkoumali Hanken a kol. (2001). Srovnáním kostry žab rodu *Eleutherodactylus* z čeledi Leptodactylidae se ve své práci zabýval Guayasamin (2004). Studium zástupců čeledi Leptodactylidae se zabýval i Wild (1997, 1999). Vývoj kostry u miniaturní žabky *Acris crepitans* (Hylidae) zaznamenali Maglia a kol. (2007).

Většina výše uvedených článků, zabývajících se morfologií kostry žab, obsahuje zmínku i o situaci na končetinách. Často se ale jedná jen o popis stavu u dospělého, často bez detailnějšího studia drobných karpálních a tarzálních kůstek. Mnoho ontogenetických studií neobsahuje žádné časové měřítko umožňující srovnání průběhu ontogeneze - stadia vývoje nejsou definována dle tabulek normálního vývoje, maximálně je určena posloupnost zakládání jednotlivých elementů.

Práci, které se detailně zabývají strukturou a vývojem distální části končetiny, je opravdu pomálu. Jedno z nejstarších děl zabývajících se tímto tématem napsali Howes a Ridewood (1888). Svalstvo a kosterní elementy různých druhů žab popsal Andersen (1978).

Fabrezi a Alberch (1996) srovnávali ontogenezi karpu u sedmi druhů žab různých čeledí. Tuto práci později rozšířily Fabrezi a Barg (2001). Jarošová (1973) porovnávala stavbu zápěstí vyhynulého rodu *Palaeobatrachus* s jeho žijícími příbuznými.

Tarzální oblasti žab se ve svém díle detailněji zabývaly Trueb (1973) a Fabrezi (1993). Stejně jako v případě zápěstí, provedla Jarošová (1974) srovnání i tarzu u rodu *Palaeobatrachus* se stavem u recentních žab.

Na rozdíl od prvních fosilních tetrapodů, mají recentní obojživelníci na přední končetině prsty pouze čtyři a jeden preaxiální element (prepollex). Názory ohledně identifikace chybějícího prstu na přední končetině žab jsou značně odlišné. Jedním z pojetí je, že v evoluci žab došlo ke ztrátě prstu V (např. Holmgren, 1933; Nieuwkoop a Faber, 1967; Jarošová, 1973; Trueb a Hanken, 1992; Duellman a Trueb, 1994; Handrigan a Wassersug, 2007). Často odkazovaná je také práce Emersona (1890), který pozoroval zakládání prstu V v průběhu ontogeneze přední končetiny u druhu *Pelobates fuscus*. Nicméně opačný názor popisuje prsty na přední končetině jako II až V a předpokládá tedy ztrátu nebo redukci prstu I (např. Alberch a Gale, 1985; Shubin a Alberch, 1986; Cannatella a Trueb, 1988; Fabrezi a Alberch, 1996; Fabrezi a Barg, 2001; Banbury a Maglia, 2006).

Další nejasností je otázka původu prepollexu a prehallaxu. Tyto elementy jsou preaxiální struktury charakterizující nejen autopodium žab, ale byly zaznamenány také u devonských tetrapodů, ocasatých obojživelníků a některých savců (viz. Fabrezi, 2001). Někteří autoři považovali prepollex za pozůstatek prvního prstu přední končetiny a prehallax jako zakrnělý zbytek nadbytečného šestého prstu zadní končetiny (např. Howes a Ridewood, 1888; Gillies a Hopkins, 1922). Naopak Andersen (1978) při srovnávání muskulatury končetin došel k názoru, že prepollex je sice redukovaný první prst, ale prehallax není s prsty homologický. V současnosti se většina autorů přikládá k interpretaci Shubina s Alberchem (1986), kteří prepollex ani prehallax nepokládají za homologické s pravými prsty. Diverzitu ve stavbě prepollexu a prehallaxu u recentních druhů žab shrnula ve své práci Fabrezi (2001).

Cíle práce

Moje práce navazuje na předchozí studie, jejichž výsledky nejsou vždy úplné a jednoznačně srovnatelné. Jejím cílem bylo srovnání stavby a ontogenetického vývoje přední i zadní končetiny u devíti druhů žab různých čeledí a ekologických typů. Na základě výsledků lze diskutovat, zda se ve fylogenezi žab vyvinuly nějaké výrazné rozdíly, případně zda mají funkčně-morfologické příčiny.

2. Materiál a metodika

Sledované druhy žab byly vybrány jakožto charakterističtí reprezentanti určitých lokomočních a ekologických typů.

Xenopus laevis (Pipidae) je vodní zástupce a při případném pohybu na souši se pohybuje stejným „plavavým“ způsobem. Zástupci rodu *Bombina*, *B. bombina* a *B. variegata* (Bombinatoridae), se vyskytují na březích stojatých vod a stejně jako *Discoglossus pictus* (Discoglossidae) se pohybují hlavně krátkými skoky. Taktéž zástupci druhu *Bufo bufo* (Bufonidae) nejsou zdatnými skokany a v terestrickém prostředí se pohybují hlavně lezením. *Pelobates fuscus* (Pelobatidae) má schopnost se pomocí zadních končetin zahrabávat do substrátu. Naopak k arborikolnímu způsobu života je uzpůsoben druh *Polypedates leucomystax* (Rhacophoridae). Z vybraných zástupců je schopnost skákat nejlépe vyvinuta u rodu *Rana* (Ranidae), zvláště druh *Rana dalmatina* je extrémně dobrý skokan.

Materiál pochází z části z laboratorního odchovu – druhy *Discoglossus pictus* a *Polypedates leucomystax*. Zbýlý materiál, zahrnující druhy *Bombina bombina*, *Bombina variegata*, *Xenopus laevis*, *Bufo bufo*, *Pelobates fuscus*, *Rana temporaria* a *Rana dalmatina*, byl použit v předchozích studiích (Sedláčková, 1999; Ročková a Roček, 2005) a je uložen na katedře zoologie Přírodovědecké fakulty Univerzity Karlovy v Praze.

Laboratorní odchov byl prováděn při teplotě 18°C. Jedinci byli odebíráni v intervalu 3-7 dnů, a také na základě viditelných morfologických změn. Usmrcení probíhalo pomocí anestetika MS222 a jedinci byli následně fixováni ve 4% roztoku formaldehydu.

Pro členění ontogenetického vývoje nebylo možno použít chronologická data, neboť u žab je rychlost ontogenetického vývoje závislá na mnoha vnějších faktorech (např. teplota prostředí, denzita jedinců v nádrži, množství potravy atd.). Jednotlivá stadia ontogeneze byla proto určena podle tabulek normálního vývoje druhu *Xenopus laevis* (Nieuwkoop a Faber, 1967). Určování probíhalo hlavně na základě vnější morfologie s následným srovnáním kosterních znaků. U některých vzorků převzatých z předchozích studií bylo nutno mírně přehodnotit a ujednotit zařazení k jednotlivým vývojovým stádiím.

Sledování bylo prováděno od stadia 50, od kdy jsou chrupavčité elementy barvitelné. Pojmem „adult“ jsou myšleni mladí metamorfovaní jedinci.

Výčet materiálu je rozepsán v Tabulce 1.

Tabulka 1 – Výčet materiálu

Stádium		Počet exemplářů								
		Discoglossidae	Bombinatoridae		Pipidae	Pelobatidae	Bufonidae	Ranidae		Rhacophoridae
		<i>Discoglossus pictus</i>	<i>Bombina bombina</i>	<i>Bombina variegata</i>	<i>Xenopus laevis</i>	<i>Pelobates fuscus</i>	<i>Bufo bufo</i>	<i>Rana dalmatina</i>	<i>Rana temporaria</i>	<i>Polypedates leucomystax</i>
50	—	25	4	5	—	1	60	—	—	
51	—	20	2	—	—	1	7	—	5	
52	5	9	4	1	9	2	4	6	—	
52/53	4	—	—	—	2	—	—	—	—	
53	5	16	11	5	12	—	4	5	1	
53/54	—	—	—	—	2	—	2	4	—	
54	7	9	15	1	11	6	11	7	3	
54/55	1	—	1	—	—	—	6	—	—	
55	6	6	6	3	4	8	11	3	1	
55/56	—	—	1	—	—	8	5	—	—	
56	3	7	4	—	8	11	15	11	2	
56/57	1	—	1	—	—	—	—	—	—	
57	4	12	4	5	6	6	6	6	1	
57/58	1	—	1	2	—	—	—	—	—	
58	—	5	10	—	1	12	—	—	—	
58/59	—	—	—	4	—	3	—	—	—	
59	—	1	9	2	—	—	—	—	1	
60	1	1	7	—	—	—	—	3	—	
61	—	1	5	—	—	—	3	—	2	
61/62	4	—	—	1	1	—	—	3	—	
62	—	3	8	3	6	8	9	—	2	
63	12	1	8	—	5	8	3	2	—	
64	21	4	—	—	4	8	3	5	—	
65	7	2	—	—	1	6	—	5	3	
65/66	—	—	—	—	—	5	—	—	—	
66	5	6	4	1	—	4	11	5	5	
Adult	1	8	7	—	—	—	—	—	8	

Barvení vzorků probíhalo dle upravené metody Wassersuga (1976), která je založena na diferenciálním barvení chrupavky a kosti. Principem je schopnost vazby alcianové modři na kolagen v chrupavkách a vazby alizarinu k iontům vápníku obsaženým v kostech. Následné prosvětlení měkkých tkání glycerinem umožňuje sledování jednotlivých částí skeletu bez porušení jejich topografie a vzájemné artikulace. Postup barvení je zachycen v Tabulce 2.

Tabulka 2 – Postup barvení

1. fixace – ve 4% formaldehydu	minimálně 14 dní
2. eviscerace – odstranění vnitřních orgánů, kůže a očí	
3. barvení chrupavky alicánová modř 15mg, 96% etanol 80ml, ledová kys. octová 20ml	1 – 3 dny dle velikosti vzorku
4. promývání v 96% etanolu	minimálně 5 dní
5. macerace – v 1% roztoku KOH	2 – 3 dny
6. barvení kostí 1% roztok KOH + 2-3 kapky nasyceného roztoku alizarinu v 96% etanolu	2 dny
7. prosvětlování – stoupající glycerinová řada (25%, 50%, 75%)	v každém roztoku 1 den
8. uchovávání – ve 100% glycerolu	

Časové rozvržení barvení bylo velmi variabilní v závislosti na velikosti a stupni vývoje jedince. Proto bylo nezbytné každý exemplář denně sledovat a přizpůsobit dobu působení roztoků.

Pro lepší možnost posouzení způsobu vývoje jednotlivých elementů končetiny probíhalo studium ontogeneze ve zpětném časovém režimu – tj. od nejpokročilejších stádií k ranějším. Při popisu finální podoby končetiny bylo použito nejpokročilejší zastoupené stádium.

U sledovaných zástupců z jednoho rodu (*Bombina*, *Rana*) byl průběh ontogenetického vývoje shodný (tj. bylo identické zastoupení jednotlivých elementů v určitém stádiu ontogeneze). Z tohoto důvodu bylo studium zástupců stejného rodu shrnuto do jediného popisu. V případě druhů *Bufo bufo* a *Polypedates leucomystax* nebylo možno zahrnout pozorování některých raných vývojových stádií. Důvodem byla nedostatečné množství a kvalita materiálu.

K dokumentaci byla použita stereolupa Olympus SZX12 a pořízené fotografie byly následně upraveny v programu Adobe Photoshop 7.

Seznam zkratk

Terminologie použitá k identifikaci jednotlivých elementů končetin většinou odpovídá práci Shubina a Albercha (1986). Pro lepší orientaci v následujícím textu uvádím seznam zkratk.

Přední končetina

H	humerus
U	ulna
R	radius
RU	radioulna
u	ulnare
r	radiale
Y	element Y
pp	prepollex
pp2	druhý element prepollexu
pp3	třetí element prepollexu
dc2	distální carpale 2
dc3	distální carpale 3
dc4	distální carpale 4
dc5	distální carpale 5
dc5-4	splynulé distální carpale 5 a distální carpale 4
dc5-4-3	splynulé distální carpale 5, distální carpale 4 a distální carpale 3
II, III, IV, V	metacarpalia jednotlivých prstů
2-2-3-3	počty falangů jednotlivých prstů (v pořadí II-III-IV-V)
II-1, II-2 atd.	číslování jednotlivých falangů v proximodistálním směru
“?”	neznámý karpální element
st.	stádium

Zadní končetina

Fe	femur
T	tibia
F	fibula
TF	tibiofibula
ti	tibiale
fi	fibulare
Y	element Y
ph	prehallux
ph2	druhý element prehalluxu
dt1	distální tarzale 1
dt2	distální tarzale 2
dt3	distální tarzale 3
dt3-2	splynulé distální tarzale 3 a distální tarzale 2
dt3-2-1	splynulé distální tarzale 3, distální tarzale 2 a dist. tarzale 1
I, II, III, IV, V	metatarzalia jednotlivých prstů
2-2-3-4-3	počty falangů jednotlivých prstů (v pořadí I-II-III-IV-V)
I-1, I-2 atd.	číslování jednotlivých falangů v proximodistálním směru
“?”	neznámý tarzální element
st.	stádium

Vícenásobné použití zkratky (např. r, r, r) znamená přítomnost několika částí budoucího jediného elementu. Přítomnost znaménka „+“ naznačuje postupné splývání elementů (např. U+R). Použití znaménka „-“, označuje splynulé elementy (kromě dvou výjimek – radioulny a tibiofibuly, viz. výše). Tučným písmem jsou označeny osifikované elementy.

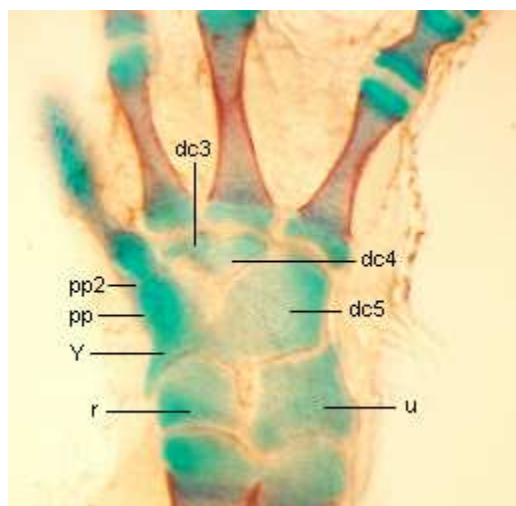
3. Výsledky

3. 1. *Discoglossus pictus*

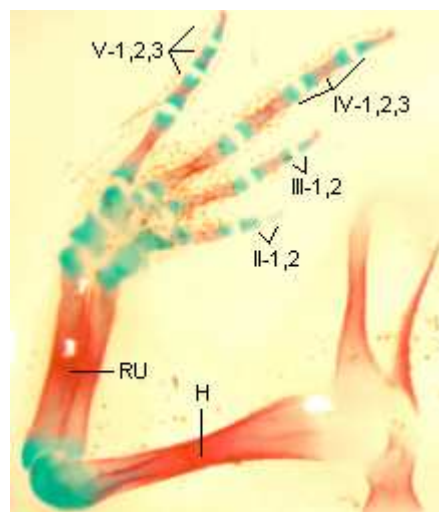
3. 1. 1. Morfologie přední končetiny – adult

Humerus je relativně dlouhý štíhlý, mírně esovitě zahnutý. Radioulna dosahuje délky asi dvou třetin humeru, je plně splynulá a v mediánní rovině je patrná znatelná rýha.

Ulnare je velké, miskovitého tvaru. Jeho proximální část kopíruje tvar kloubní hlavice ulny, zatímco distální část navazuje na distální carpale 5. Radiale je středně velké lichoběžníkovité, proximální část obkružuje kloubní hlavici radia. Další hrany radiale navazují na ulnare, distální carpale 5 a element Y. Největším elementem zápěstí je distální carpale 5. Proximální část navazuje na radiale a ulnare, distální část pak na metacarpale V, distální carpale 4 a element Y. Distální carpale 4 a distální carpale 3 jsou menší, miskovitého až srdčitého tvaru a procházejí ventrálním směrem napříč karpem. Distální carpale 2 má podobu drobného kulovitého elementu, který leží mezi elementem Y a metacarpale II. Element Y proximální částí kopíruje tvar radiale, zbylý okraj navazuje na prepollex a na všechna distální carpalia. Svou velikostí přibližně odpovídá radiale. Na element Y navazují dva elementy prepollexu - proximální je oválný, naopak distální je protažen do kuželovitého tvaru.



Obr. 2: *D. pictus* - adult, karpální oblast levé přední končetiny, ventrálně; distální carpale 2 zakryté elementy prepollexu



Obr. 1: *D. pictus* - adult, levá přední končetina, dorzálně

Terminální část končetiny tvoří čtyři metacarpalia prstů II-V a série falangů s prstovým vzorcem 2-2-3-3. Samotné prsty jsou relativně krátké. Osifikace proběhla na dlouhých kostech (humerus, radioulna), všech metacarpaliích a falangech. Naopak osifikace elementů zápěstí nebyla pozorována.

3. 1. 2. Morfogeneze přední končetiny

Stádium 52

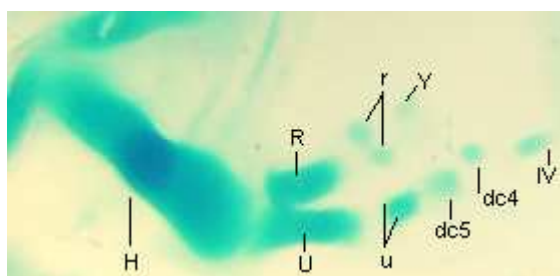
Výjimečně se objevuje základ prvního elementu končetiny, humeru, v podobě drobné chrupavčité tečky. Většina exemplářů ovšem nese pouze končetinový pupen bez známek chrupavčité výztuhy.

Stádium 52-53

Přítomny tři chrupavčité tyčkovité elementy. Proximální představuje základ humeru. Distálně na něj navazují elementy budoucích kostí předloktí – ulna na laterální straně a radius na straně mediální. Distálně od ulny je přítomen drobný kulovitý element odpovídající základu první karpální „kůstky“ – ulnare.

Stádium 53

Dochází k prodloužení humeru, který je nyní již relativně dlouhý a silný. Ulna a radius jsou oddělené a štíhlé tyčinky. Ulna je délky asi třetiny humeru, radius je trochu kratší. Ulnare je tvořeno dvěma útvary – dorzálně leží

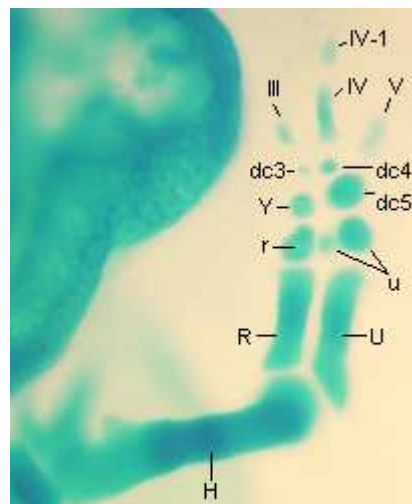


Obr. 3: *D. pictus* - st. 53, pravá přední končetina, dorzálně

relativně velký oválný a na ventrální straně se v jeho blízkosti nachází drobný kulovitý element. Na radius distálně navazují dva kulovité elementy (dorzální a ventrální strana karpu), které představují základy budoucího radiale. Z distálních karpálních kůstek je již viditelné distální carpale 5, v podobě velkého kulovitého elementu distálně od ulnare, a distální carpale 4, které leží distálně a mírně mediálně od distálního carpale 5. V tomto stádiu se také začíná vytvářet element Y, jakožto slabě znatelný základ ležící distálně od obou elementů radialia. Nově se vytváří štíhlý, tyčkovitý základ budoucího metacarpale IV.

Stádium 54

Humerus se mírně prodlužuje a zeštíhluje. Stejný trend je viditelný i u ulny a radia. Jejich délka nyní dosahuje asi poloviny humeru. Oba elementy ulnare se zvětšují. Radiale splývá do podoby jediného oválného elementu.

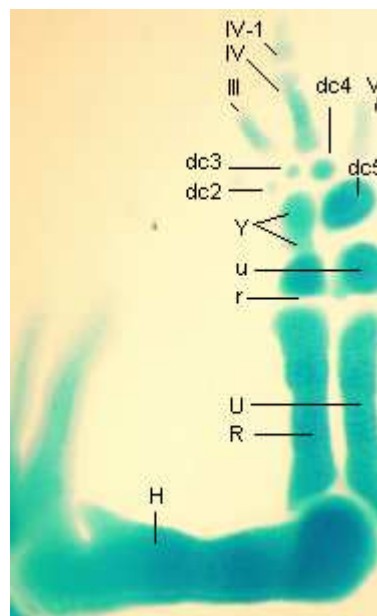


Obr. 4: *D. pictus* - st. 54, pravá přední končetina, dorzálně

Distální carpale 5 je velké, kulovité. Distální carpale 4 je představováno menším kulovitým útvarem. Nově se objevuje distální carpale 3 jako drobná tečka ležící mediálně od distálního carpale 4. Element Y je středně velký, kulovitý a jasně ohraničený. Kromě dobře vyvinutého tyčkovitého metacarpale IV, se nově objevují také základy metacarpálií V a III. Novinkou je také počátek tvorby prvního falangu čtvrtého prstu.

Stádium 55

Humerus je dlouhý, silný. Ulna a radius jsou štíhlé, délky přibližně dvou třetin humeru. Ulnare je velké, kulovité a splývá s mediánním elementem. Ke zvetšení velikosti dochází také v případě radiale, distálního carpale 5 a mírně i u distálních carpálií 4 a 3. Nově se objevuje drobné kulovité distální carpale 2 ležící laterálně od distálního carpale 3. Element Y je tvořen dvěma zatím oddělenými kulovitými elementy – větším na dorzální a menším na ventrální straně karpu. Laterálně od elementu Y je patrný počátek vzniku drobného kulovitého prepollexu. Distální část končetiny stále tvoří tři metacarpalia (tentokrát již dobře vyvinutá) a jediný vznikající falang.



Obr. 5: *D. pictus* - st. 55, pravá přední končetina, dorzálně; prepollex zakryt elementem Y

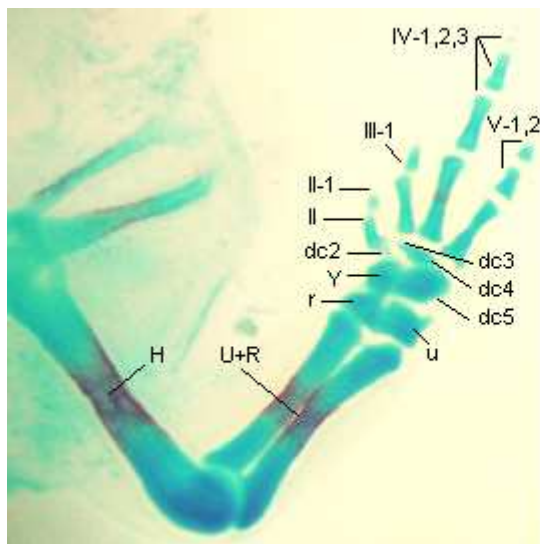
Stádium 56

Oproti předchozímu stádiu dochází k dalšímu prodloužení a zeštíhlení dlouhých kostí – humeru, ulny a radia. Poměr délky posledních dvou zmiňovaných elementů stále zůstává vůči humeru na dvou třetinách. Mezera mezi ulnou a radiem se zužuje a elementy začínají vzájemně splývat.

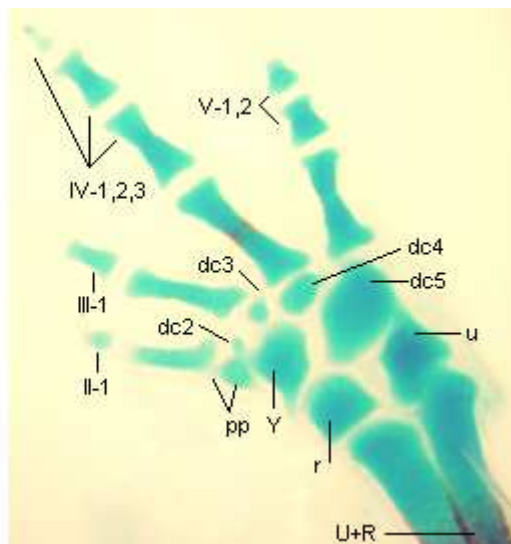
Ulnare je velké, lichoběžníkovitého tvaru. Není již patrný přechod mezi původními dvěmi kondenzacemi. Objevuje se typický ventrální výběžek směrem k distálnímu carpale 5 a zesílení vnější strany ulnare z ventrální strany. Radiale zůstává velké, kulovité. Největším elementem karpální oblasti se stává distální carpale 5. Distální carpale 4 je středně velké, oválného až srdcovitého tvaru a prochází dorzoventrálně napříč karpem. V případě distálního carpale 3 dochází k jeho prodlužování ventrálním směrem. Distální carpale 2 zůstává drobné, kulovité. U elementu Y dochází k úplnému splynutí dvou původních kondenzací do podoby jediného velkého oválného elementu. Celý útvar navíc získává svůj typický tvar v podobě výběžku směrem k radiale. Prepollex tvoří velký kulovitý až srdčitý element. Distálně od něj

je patrný počátek vzniku dalšího prepollického elementu, který zatím tvoří pouze drobná chrupavčitá kondenzace.

Distální část končetiny je tvořena čtyřmi metacarpalii a falangy v počtu 1-1-3-2 (terminální články se teprve vytvářejí). V tomto stádiu je patrný počátek osifikace dlouhých kostí v mediální oblasti – humeru, ulny, radia - a také metacarpalia IV.



Obr. 6: *D. pictus* - st. 56, pravá přední končetina, dorzálně; prepollex zakryt elementem Y; počátek osifikace humeru, ulny a radia



Obr. 7: *D. pictus* - st. 56, pravá přední končetina, dorzálně, detail karpální oblasti; počátek osifikace ulny a radia

Stádium 57

Končetina nabývá svou finální podobu - radioulna je plně splynulá, karpální elementy si upevňují svůj tvar a osifikace dosáhla pozorovaného maxima (viz. kapitola 3.1.1.)

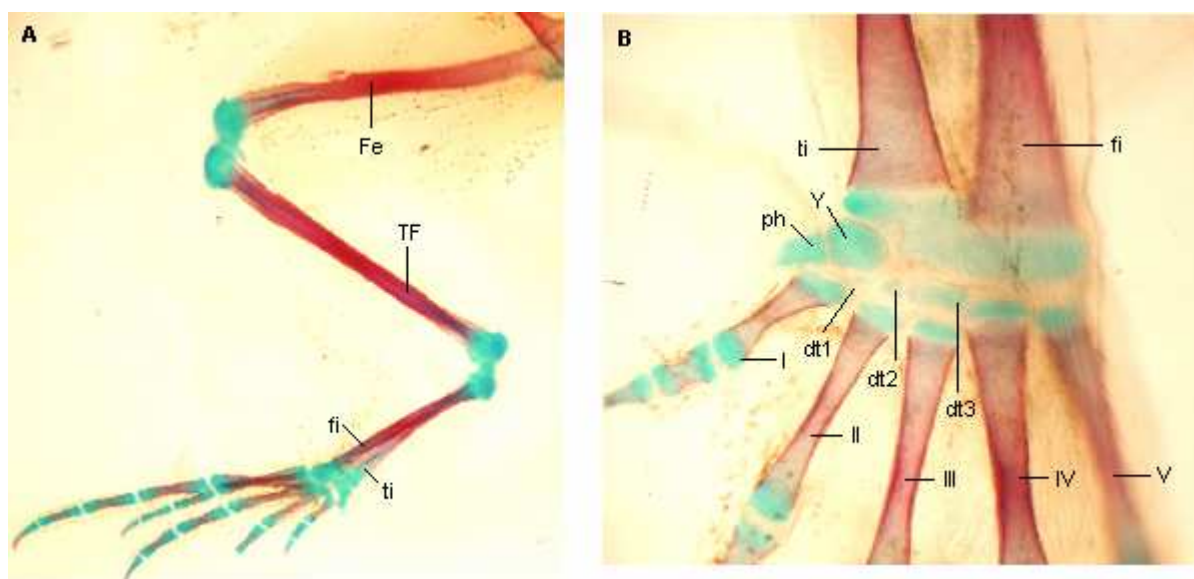
3. 1. 3. Morfologie zadní končetiny – adult

Femur je dlouhý, štíhlý a mírně esovitě zahnutý. Tibiofibula je až na mediální rýhu splynulá, rovná a téměř stejně dlouhá jako femur. Distálně na ní navazují prodloužené kosti tibiale a fibulare, které na obou koncích splynuly kloubními hlavicemi. Jejich délka dosahuje asi poloviny předcházejícího elementu.

Tarzální oblast dále tvoří velké miskovité distální tarzale 3, které zasahuje od metatarzale III k metatarzale II. Dále pak menší kulovité distální tarzale 2 a velmi drobné distální tarzale 1. Element Y je mohutný, srdčitý. Navazují na něj dva elementy prehalluxu – proximální je drápkovitě protažen, naopak distální je drobný. Oba články prehalluxu mohou někdy splývat v jediný kladivovitý útvar.

Terminální část končetiny tvoří pět metatarzálií a falangeální série v počtu falangů 2-2-3-4-3. Prsty jsou relativně krátké (fibulare je 2x delší než metatarzale IV, téměř 3x delší než falang IV-1 a asi 5x delší než falang IV-2).

. Kromě distální části tarzu je končetina kompletně osifikovaná.



Obr. 8: *D. pictus* - adult, levá zadní končetina
A – celkový pohled, dorzolaterálně
B – detail tarzu, dorzálně

3. 1. 4. Morfogeneze zadní končetiny

Stádium 52

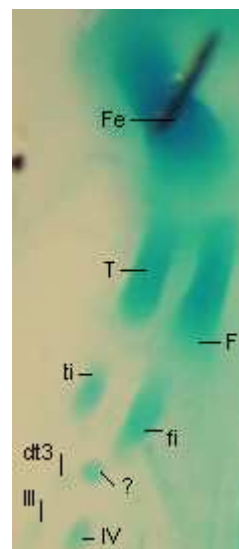
U některých exemplářů se nachází drobná chrupavčitá tečka představující základ proximálního elementu zadní končetiny – femuru.

Stádium 52 - 53

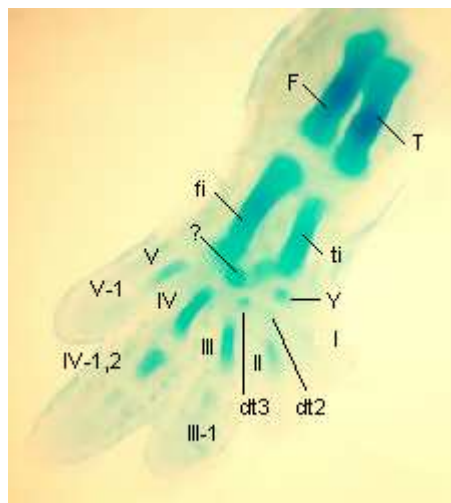
Na přelomu stádia 52 a v raných fázích stádia 53 je výztuha zadní končetiny tvořena třemi tyčkovitými elementy. Tyto útvary odpovídají základům femuru a budoucím kostem bérce - tibiai na mediální a fibule na laterální straně končetinového pupene.

Stádium 53

Femur je již relativně dlouhý a silný. Tibia s fibulou jsou oddělené, štíhlé tyčinky a jejich délka dosahuje asi dvou třetin femuru. Fibula je mírně delší než tibia. Distálně na ně navazují dva krátké tyčkovité elementy - tibiale a fibulare – délkou odpovídající přibližně polovině předcházejících elementů. Distálně od fibulare je viditelný neznámý kulovitý element. Mediálně od něj je možno spatřit drobný základ budoucího distálního tarzale 3. Posledními viditelnými útvary jsou dvě metatarzália – metatarzale III a IV.



Obr. 9: *D. pictus* - st. 53, levá zadní končetina, dorzálně



Obr. 10: *D. pictus* - st. 54, terminální část pravé zadní končetiny, dorzálně

Stádium 54

Dochází k prodloužení a zeštíhlení femuru, tibie a fibuly. Jejich vzájemný poměr je zachován. Fibulare se také prodlužuje a dosahuje délky předcházejícího elementu. Tibiale je kratší, délkou odpovídá přibližně dvěma třetinám fibulare. Distální část fibulare splývá s mediálním kulovitým elementem. Taktéž distální část tibiale se mediálně prodlužuje a oba elementy se tak téměř dotýkají. Zbylou délkou zůstávají oddělené. Distální tarzale 3 je stále drobné kulovité.

Nově se objevuje téměř neznatelný základ distálního tarzale 2. Distálně od tibiale je viditelný element Y, v podobě velkého, kulovitého elementu. Terminální část končetiny tvoří čtyři metatarzální elementy odpovídající prstům II – V. Metatarzale I se teprve začíná

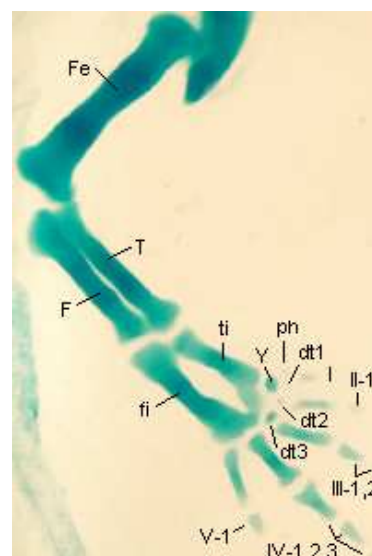
vytvářet. Falangeální série zahrnuje první falangy prstů III, IV a V a začíná se vytvářet falang IV-2.

Stádium 55

Probíhá další prodlužování femuru, tibie a fibuly. Poměr délek posledních dvou jmenovaných vůči femuru zůstává na dvou třetinách. Tibia a fibula se na obou koncích dotýkají kloubními hlavicemi. Také u tibiale a fibulare se dokončila mediální expanze obou kloubních hlavic a ty nyní začínají splývat. Fibulare dosahuje délky pouze třech čtvrtin předchozích elementů, tibiale je vůči nim asi poloviční. Distální tarzale 3 je středně velké, kapkovitého až oválného tvaru.

Distální tarzale 2 je menší, kulovité. Nově se objevuje velmi drobné distální tarzale 1, které se nachází mezi elementem Y

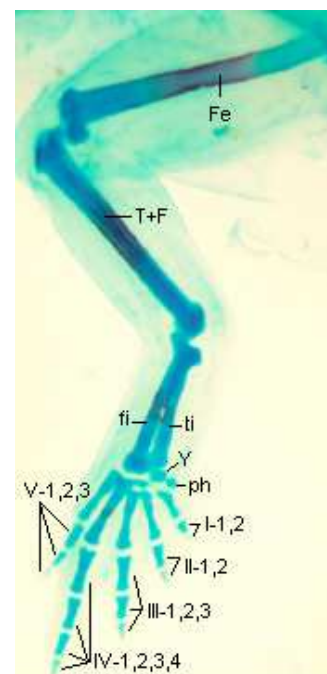
a metatarzale I. Element Y se nově skládá ze dvou částí – na ventrální straně se objevuje drobný kulovitý element, který dorzálně splývá s původním. Distálně od elementu Y se začíná vytvářet první element prehalluxu. Metatarzália se nacházejí v plném počtu, ačkoli metatarzale I není ještě plně vyvinuto. Falangy se vyskytují v počtu 0-1-2-3-1.



Obr. 11: *D. pictus* - st. 55, pravá zadní končetina, dorzálně

Stádium 56

Femur je dlouhý, štíhlý a téměř rovný. Jeho mediální třetina začíná osifikovat. Tibia a fibula jsou štíhlé a téměř dlouhé jako femur. Stále se mezi nimi nachází úzká mediální mezera. Stejně jako u femuru, dochází u tibie a fibuly k počátku osifikace. Tibiale a fibulare kompletně splynuly kloubními hlavicemi, jsou štíhlé a jejich délka dosahuje dvou třetin předchozích elementů. Také na těchto elementech začíná osifikace. Distální tarzale 3 je velké, oválné a zasahuje od metatarzale III do úrovně metatarzale II. Distální tarzale 2 je menší kulovité, zatímco distální tarzale 1 je tvořeno téměř neznatelnou chondrifikací u metatarzale I. Element Y je největším prvkem této oblasti, je srdčitý a ventrálním směrem obkružuje distální konec tibiale. Na něj navazuje jediný oválný element prehalluxu. Metatarzální elementy jsou již všechny plně vyvinuté. Na metatarzale IV začíná osifikace. Falangeální vzorec je již v plném počtu 2-2-3-4-3.



Obr. 12: *D. pictus* - st. 56, pravá zadní končetina; počátek osifikace femuru, tibie, fibuly, tibiale, fibulare a metatarzale IV

Stádium 57

Končetina dosahuje své konečné podoby (viz. kapitola 3.1.3). Femur se mírně esovitě prohýbá, tibiofibula kompletně splývá. Prehallux se skládá ze dvou článků. Kromě distální části tarzu jsou všechny elementy končetiny kompletně osifikované.

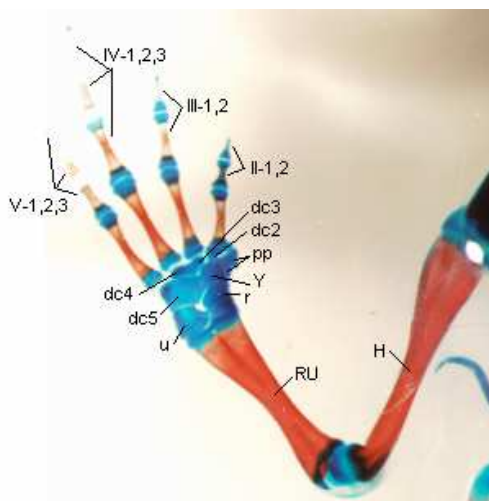
3. 2. *Bombina bombina* + *Bombina variegata*

3. 2. 1. Morfologie přední končetiny – adult

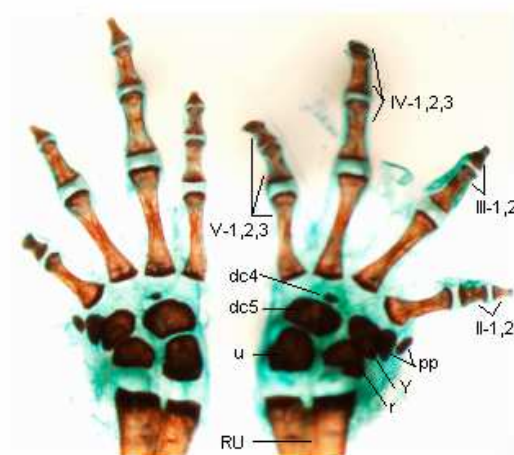
Humerus je dlouhý, štíhlý, mírně esovitě zahnutý. Ač je radioulna plně splynulá, zůstává na ní viditelná výrazná mediánní rýha. Délka tohoto elementu dosahuje asi dvou třetin humeru.

Karpální oblasti dominují čtyři velké lichoběžníkovité elementy – ulnare, radiale, element Y a největší distální carpale 5. Distální carpale 4 je středně velké, oválné. Distální carpale 3 je menší, ale oba elementy procházejí ventrálním směrem skrz zápěstí. Dalším elementem je drobné distální carpale 2. Prepollex se skládá ze tří kuželovitých elementů, které se distálním směrem postupně zmenšují. Distální část končetiny tvoří čtyři metacarpalia prstů II až V a falangeální série v počtu článků 2-2-3-3. Prsty jsou relativně krátké.

U druhu *Bombina bombina* je končetina kromě karpální oblasti plně osifikovaná. Naopak u dospělců druhu *Bombina variegata* osifikace zasáhla i většinu zápěstních kůstek.



Obr. 13: *Bombina bombina* – adult, levá přední končetina, dorzálně



Obr. 14: *Bombina variegata* – adult, detail karpální oblasti končetin, dorzální pohled

3. 2. 2. Morfogeneze přední končetiny

Stádium 52

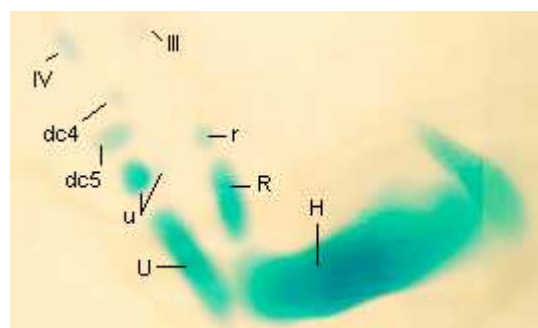
U některých exemplářů se poprvé objevuje chrupavčitý základ humeru v podobě krátké slabé tyčinky. Většina jedinců měla viditelný pouze končetinový pupen bez známek vnitřních chrupavčitých elementů.

Stádium 53

Přítomny tři tyčinkovité elementy - budoucí humerus, distálně na něj navazují dva slabé elementy - ulna na laterální straně a trochu kratší radius na mediální straně. U pokročilejších exemplářů se mohl objevit základ prvního karpálního elementu, ulnare, v podobě drobné chondrifikace ležící distálně od základu ulny.

Stádium 54

Humerus je dlouhý a silný (na proximální straně širší). Ulna a radius zůstávají v podobě oddělených štíhlých tyčinek. Ulna dosahuje přibližně poloviny délky humeru, radius je výrazně kratší. Ulnare je přítomno v podobě kulovitého elementu distálně od ulny. Mediálně

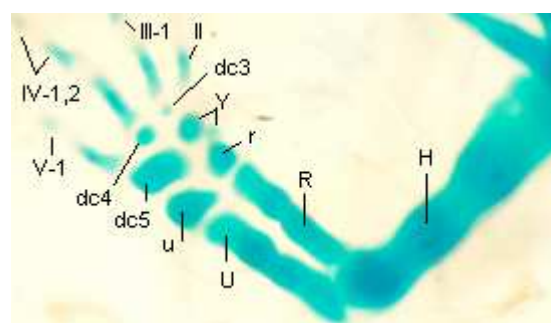


Obr. 15: *Bombina bombina* – st. 54, levá přední končetina, dorzálně

od něj je na ventrální straně karpu patrná nová drobná chondrifikace. Dále se začíná tvořit drobné kulovité radiale a relativně velké kulovité distální carpale 5. Distální carpale 4 je nově viditelné jako drobný kulovitý element. Distálně na něj navazuje metacarpale IV. U nejpokročilejších jedinců je možno spatřit počátek tvorby metacarpale III.

Stádium 55

Pokračuje prodlužování humeru. Ulna a radius jsou oddělené, štíhlé a délky asi dvou třetin humeru. Ulnare se zvětšuje a ventrálně splývá s blízkým elementem. Radiale je menší, oválného tvaru. Distální carpale 5 se zvětšuje mediálním směrem a stává se největším elementem zápěstí (v ojedinělém případě



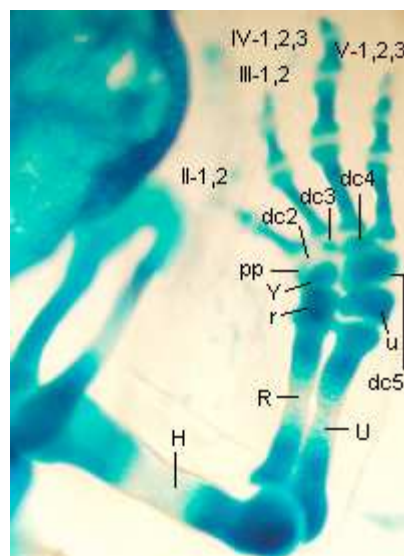
Obr. 16: *Bombina bombina* – st. 55, levá přední končetina, dorzálně

splynulo s ulnare v jediný celek). Distální carpale 4 je stále drobné, kulovité. Nově se vytváří drobné distální carpale 3. Další novinkou je vznik elementu Y. Tvoří ho dva útvary - dorzální je poměrně velký, kulovitý, zatímco ventrální je menší a nachází se blízko radiale. Distální

část končetiny je tvořena čtyřmi, ještě ne zcela vyvinutými, metacarpalii a falangeálním vzorcem 0-1-2-1.

Stádium 56

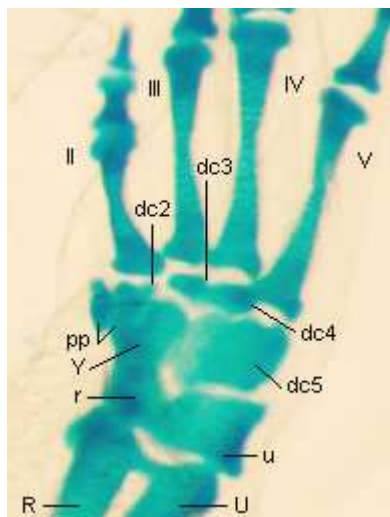
Humerus začíná v mediánní třetině osifikovat. Ulna a radius se prodlužují, nyní jsou téměř dlouhé jako humerus. Mediánní mezera mezi nimi se zmenšuje, kloubní hlavice na obou koncích splývají. Obě kosti taktéž začínají osifikovat. Centrální část zápěstí je tvořena čtyřmi velkými obdélníkovitými elementy – ulnare, radiale, distálním carpale 5 a elementem Y, který již kompletně splynul. Distální carpale 4 je středně velké, srdčitého tvaru a zasahuje k okrajům metacarpalií III a V. Distální carpale 3 je menší, kulovité. U některých exemplářů se může objevovat drobný náznak budoucího distálního carpale 2. Novinkou je vznik prvního elementu prepollexu. Metakarpální část je plně vyvinutá, metacarpalia IV a III mohou v centrální části osifikovat. Falangeální vzorec je již v planém počtu 2-2-3-3, terminální články nejsou ještě plně vyvinuté.



Obr. 17: *Bombina bombina* – st. 56, pravá přední končetina, dorzálně; počátek osifikace humeru, ulny a radia

Stádium 57

Pokračuje prodlužování a zeštíhlování dlouhých kostí. Poměr délek ulny a radia vůči humeru se ustálí přibližně na dvou třetinách. Osifikace elementů se rozšířila na jejich mediánní polovinu. V karpální oblasti je již dobře patrné drobné kulovité distální carpale 2. Prepollex je nyní tvořen dvěma kulovitými elementy, distální je poněkud menší. Počátek osifikace je patrný na všech metakarpálních kostech a prvních falangech.



Obr. 18: *Bombina bombina* – st. 57, detail pravé přední končetiny, dorzálně

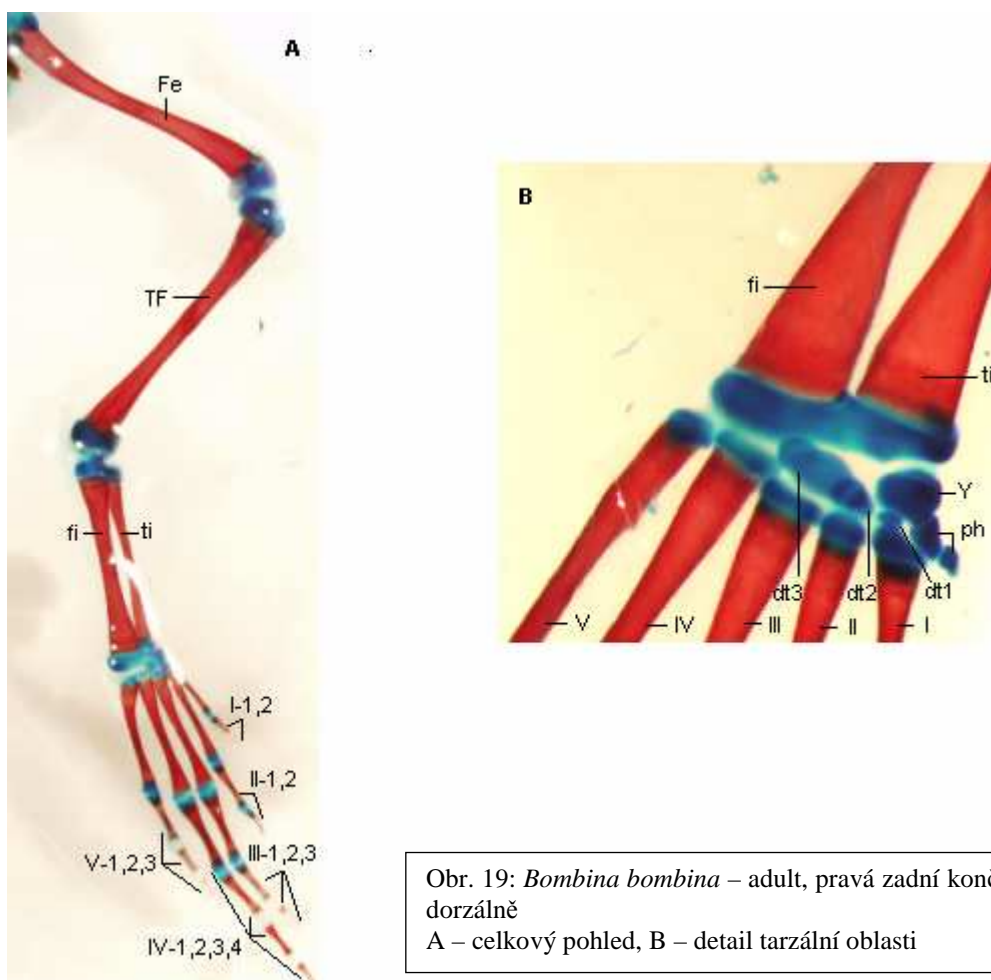
Stádium 58

Končetina získává konečnou podobu (viz. kapitola 3.2.1.). Radioulna téměř splynula, v distální části může být stále viditelná mezera. Prepollex je tvořen třemi články. Osifikace proběhla po celé končetině, kromě karpální oblasti.

3. 2. 3. Morfologie zadní končetiny - adult

Femur je dlouhý a štíhlý, mírně esovitě zahnutý. Tibiofibula je splynulá (mediální rýha sáhá od kloubních hlavic přibližně do jedné třetiny kosti), rovná a délkou odpovídá femuru. Tibiale a fibulare splynuly kloubními hlavicemi a jejich délka dosahuje přibližně poloviny předcházejícího elementu. Distální tarzale 3 je miskovitého tvaru a svou velikostí zasahuje k okrajům metatarzálií II a IV. Činkovité distální tarzale 2 prochází dorzoventrálně napříč tarzem. Distální tarzale 1 je tvořeno drobným, kulovitým elementem u báze metatarzále I. Element Y má podobu mohutného, srdčitého útvaru a distálně na něj navazují dva kuželovité elementy prehallaxu.

Terminální část končetiny se skládá z pěti metatarzálií a z falangeální série v počtu článků 2-2-3-4-3. Prsty jsou relativně krátké. Kromě distální části tarzu je končetina kompletně osifikovaná.



Obr. 19: *Bombina bombina* – adult, pravá zadní končetina, dorzálně
A – celkový pohled, B – detail tarzální oblasti

3. 2. 2. Morfogeneze zadní končetiny

Stádium 52

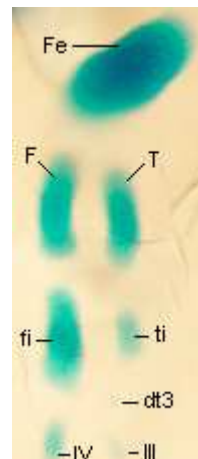
Končetina většinou bez chrupavčité výztuhy. Výjimečně se vyskytuje slabý tyčinkovitý základ femuru.

Stádium 53

Viditelné již čtyři tyčkovité elementy. Relativně silný femur, kratší a štíhlejší tibia s fibulou a drobný základ fibulare.

Stádium 54

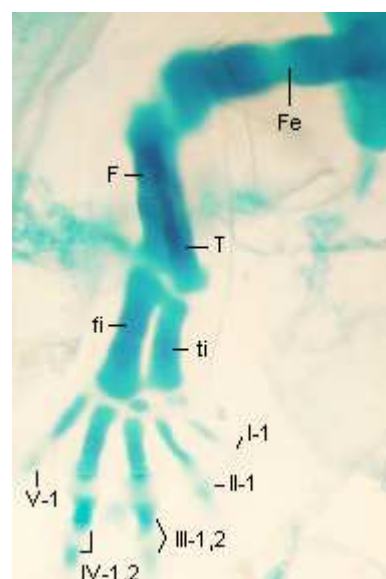
Fibulare se prodlužuje a dosahuje přibližně stejné délky jako oba proximální elementy. Nově se objevují krátké, obdélníkovité základy tibiale a metatarzale IV. Dále je patrný počátek vzniku metatarzale III. Proximálně od něj vzniká velmi drobné kulovité distální tarzale 3.



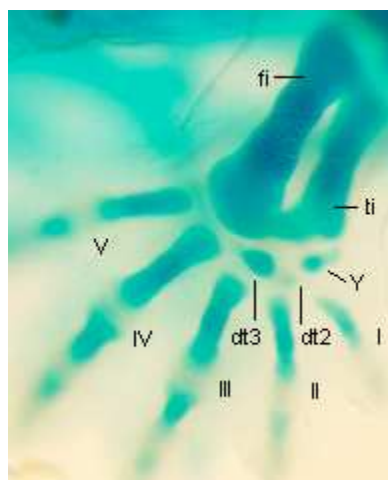
Obr. 20: *Bombina bombina* – st. 54, pravá zadní končetina, dorzálně

Stádium 55

Pokračuje růst dlouhých kostí. Femur je již relativně dlouhý a silný, v mediální části je patrný počátek osifikace. Tibia a fibula jsou štíhlé, navzájem plně oddělené a mírně kratší než femur. Fibulare dosahuje délky asi dvou třetin předcházejícího elementu, tibiale je poněkud kratší. Oba elementy se vzájemně dotýkají kloubními hlavicemi. Distální tarzale 3 leží distálně od základu fibulare a je tvořeno relativně velkým, kulovitým elementem.



Obr. 21: *Bombina bombina* – st. 55, pravá zadní končetina, dorzálně

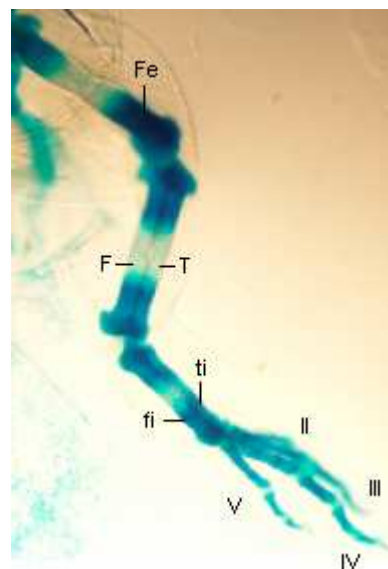


Obr. 22: *Bombina bombina* – st. 55, detail pravé zadní končetiny, dorzálně

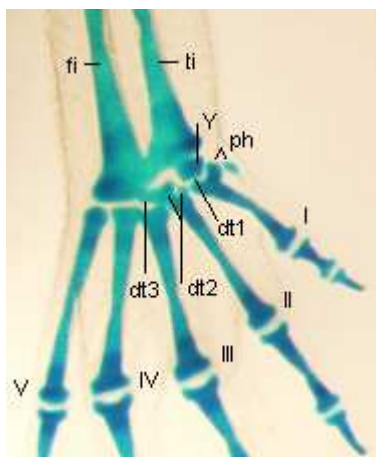
Nově se objevuje drobný, kulovitý základ distálního tarzale 2. Dále je viditelný středně velký, kulovitý základ elementu Y, od kterého se táhne pruh chondrifikace ventrálním směrem. Metatarzália se vyskytují v plném počtu, metatarzale I ale ještě není plně vyvinuto. Vytváří se první falangy všech prstů. U prstů III a IV je navíc patrný počátek tvorby falangů druhého řádu.

Stádium 56

Femur se prodlužuje a osifikace se rozšířila na jeho mediální třetinu. U tibie a fibuly také dochází k růstu a zúžení, mediálně splývají, a stále je mezi nimi patrná mezera. Taktéž začínají osifikovat. Tibiale a fibulare splynuly kloubními hlavicemi a mediálně osifikují. Distální tarzale 3 se ventrálně prodlužuje a prochází napříč tarzem. Distální tarzale 2 je tvořeno dvěma elementy, nově se vytváří téměř nezatelný útvar na ventrální straně. Element Y se zvětšuje, nabývá srdčitého tvaru a ventrálním směrem obkružuje distální část tibiale. Navazuje na něj kulovitý první element prehalluxu. Distální část končetiny tvoří pět elementů metatarzu (na některých je patrný počátek osifikace) a falangeální série v plném počtu 2-2-3-4-3.



Obr. 23: *Bombina bombina* – st. 56, pravá zadní končetina; počátek osifikace femuru, tibie, fibuly, tibiale a fibulare



Obr. 24: *Bombina bombina* – st. 57, detail tarzu pravé zadní končetiny, dorzálně

Stádium 57

Dokončuje se růst dlouhých kostí – tibiofibula je přibližně stejně dlouhá jako femur, tibiale a fibulare jsou asi poloviční. Oba elementy distálního tarzale 2 splývají s činkovitý útvar. Mezi elementem Y a metatarzale I je lépe viditelné velmi drobné distální tarzale 1. Prehallux je tvořen dvěma elementy – proximální je větší, oválný, zatímco distální štíhlý, drápkovitý. Osifikace je patrná na všech metatarzaliích a prvních falangeálních člácích.

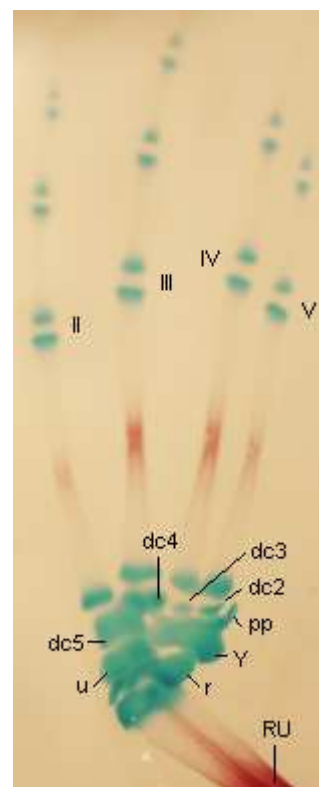
Stádia 58 až adult

Končetina získává svou finální podobu (viz. kapitola 3.2.3.). Femur se mírně esovitě stáčí, tibiofibula kompletně splývá. Distální tarzale 2 splynulo v jediný činkovitý útvar. Osifikace proběhla i na posledních falangech, ale distální část tarzu zůstává chrupavčitá.

3. 3. *Xenopus laevis*

3. 3. 1. Morfologie přední končetiny – st. 66

Humerus je relativně dlouhý a štíhlý. Radioulna dosahuje přibližně jeho délky. Je kompletně splynulá s výraznou mediální rýhou. Ulnare je velké, oválné, zatímco radiale má miskovitý tvar a obkružuje vnější část zápěstí. Distálně ho tvarově kopíruje velký element Y, který výrazně zasahuje mediálním i laterálním směrem a tvoří dominantní část karpu. Na element Y navazuje jediný drápkovitý element prepollexu. Distální carpale 5 je lichoběžníkovitého tvaru a distálně navazuje na ulnare. Středně velké, miskovité distální carpale 4 prochází dorzoventrálně napříč zápěstím. Zbývající karpální elementy jsou menší, kulovité distální carpale 3 a drobné miskovité distální carpale 2. Terminální část končetiny tvoří čtyři metacarpalia (prstů II až V) a falangeální série v počtu článků 2-2-3-3. Tato oblast končetiny je výrazně proudloužená. Na rozdíl zbytku končetiny, nebyla u sledovaných exemplářů pozorována osifikace karpální oblasti.



Obr. 25: *Xenopus laevis* – st. 66, distální část levé přední končetiny, dorzálně

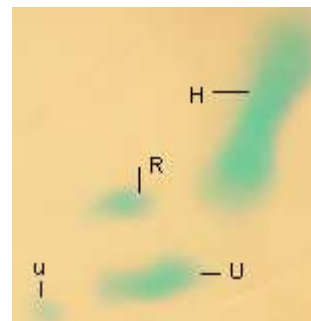
3. 3. 2. Morfogeneze přední končetiny

Stádium 53

Většina exemplářů nese končetinový pupen bez chrupavčité výztuhy. Výjimečně je možno pozorovat chrupavčitý základ humeru.

Stádium 54

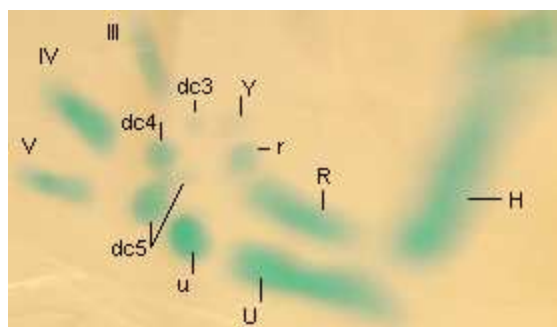
Viditelné tři tyčkovité elementy. Proximálně leží velmi dlouhý a relativně silný humerus. Ulna je kratší, dosahuje maximálně poloviny délky humeru. Radius je drobný, spíše oválného tvaru. Distálně od základu ulny je patrná drobná chondrifikace, která odpovídá budoucímu ulnare.



Obr. 26: *Xenopus laevis* – st. 54, levá přední končetina, dorzálně

Stádium 55

Humerus se prodlužuje. Ulna a radius jsou štíhlé, oddělené tyčinky – ulna přibližně délky dvou třetin humeru, radius dosahuje přibližně jeho poloviny. Ulnare je tvořeno relativně velkou, oválnou chondrifikací. Radiale je menší, kulovité. V některých případech je od něj patrný pruh chondrifikace táhnoucí se ventrálním směrem. Distální carpale 5 je tvořeno dvěma útvary. Na dorzální straně leží velký oválný element a mediálně od něj se na ventrální



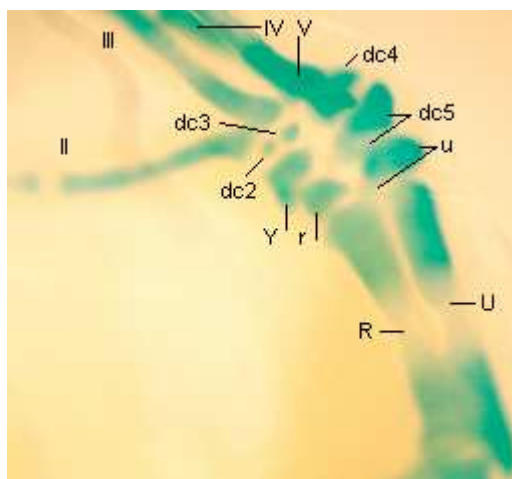
Obr. 27: *Xenopus leavis* – st. 55, levá přední končetina, dorzálně

straně nachází další – drobný, kulovitý. Distální carpale 4 je středně velké, kulovité. Distální carpale 3 má podobu drobného, kulovitého elementu. Distálně od radiale je patrný počátek vzniku kulovitého elementu Y. Terminálními chrupavčitými elementy jsou tři metacarpalia, která odpovídají metacarpaliím III, IV a V.

Stádium 57

Dochází k rapidnímu růstu všech dlouhých kostí. Humerus je dlouhý, silný a v mediální třetině osifikuje. Ulna a radius dosahují téměř stejné délky jako humerus, jsou štíhlé a také začínají osifikovat. Od proximálního konce je patrný počátek splývání obou kostí, distálně zůstává úzká mediální mezera.

Ulnare je velké, oválné a mediálně se k němu připojuje drobnější, kulovitý element. Radiale je lichoběžníkovitého tvaru a menší než ulnare. Největším elementem této oblasti je distální carpale 5, které splývá ze dvou částí. Distální



Obr. 28: *Xenopus leavis* – st. 57, pravá přední končetina, dorzálně; počátek osifikace ulny, radia a metatarzálií III a V; prepollex zakryt elementem Y

carpale 4 je menší miskovitého tvaru a prochází ventrálním směrem napříč karpem. Distální carpalia 3 a 2 jsou tvořena drobnými, kulovitými elementy. Element Y dosahuje velikosti přibližně jako ulnare, je ovšem srdčitého tvaru. Distálně od něj je možno nalézt počátek vzniku prepollexu v podobě úzké chondrifikace. Terminální část končetiny tvoří čtyři velmi dlouhá metacarpalia (jejich délka je oproti předchozím stádiím více jak dvojnásobná) a falangeální série v plném počtu 2-2-3-3. U metacarpalií III až V je možno spatřit počátek osifikace v mediální oblasti.

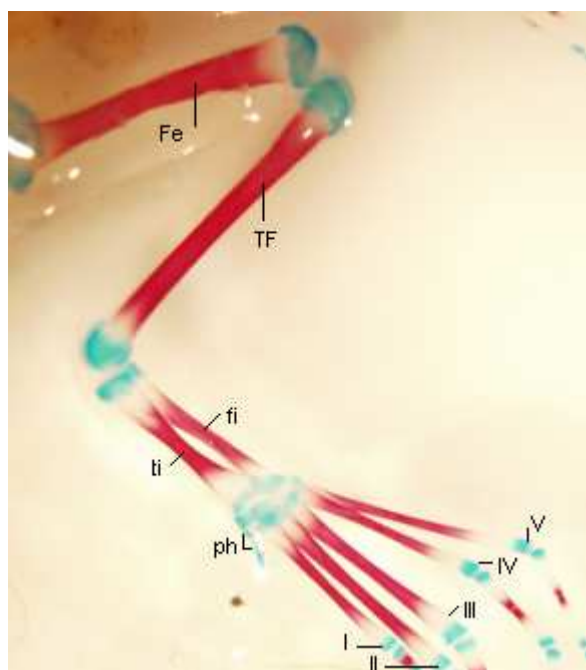
Stádium 58

Končetina získává svou finální podobu (viz. kapitola 3.3.1.). Radioulna kompletně splývá a elementy zápěstí si upevňují svůj tvar. Kromě karpální oblasti je celá končetina osifikovaná.

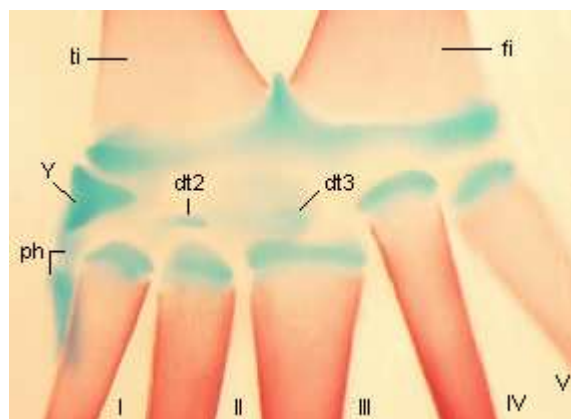
3. 3. 3. Morfologie zadní končetiny – st. 66

Femur je téměř rovný a štíhlý. Tibiofibula je kompletně splynulá a svou délkou může mírně přesahovat femur. Tibiale a fibulare splynuly kloubními hlavicemi a vůči tibiofibule jsou přibližně poloviční. Distální tarzalia jsou přítomna dvě – velké, oválné distální tarzale 3 zasahující od metatarzale III k metatarzale II a drobné distální tarzale 2, které se táhne napříč tarzem. Element Y je středně velký, srdčitý a z vnitřní strany obkružuje tarsus. Distálně na něj navazují dva štíhlé, drápkovité elementy prehalluxu.

Metatarzální série je výrazně prodloužená – jednotlivá metatarzalia svou délkou přesahují velikost tibiale a fibulare. Falangy se vyskytují ve standardním počtu 2-2-3-4-3. Prsty jsou velmi dlouhé. Kromě distální části tarzální oblasti jsou všechny elementy končetiny kompletně osifikované.



Obr. 29: *Xenopus leavis* – st. 66, levá zadní končetina, dorzálně



Obr. 30: *Xenopus leavis* – st. 66, terminální část levé zadní končetiny, dorzálně

3. 3. 4. Morfogeneze zadní končetiny

Stádium 53

V končetinovém pupenu viditelné tři krátké, tyčkovité elementy - proximální femur a na něj navazující tibia s fibulou. U některých exemplářů se navíc začíná vytvářet první tarzální element – drobný základ fibulare.

Stádium 54

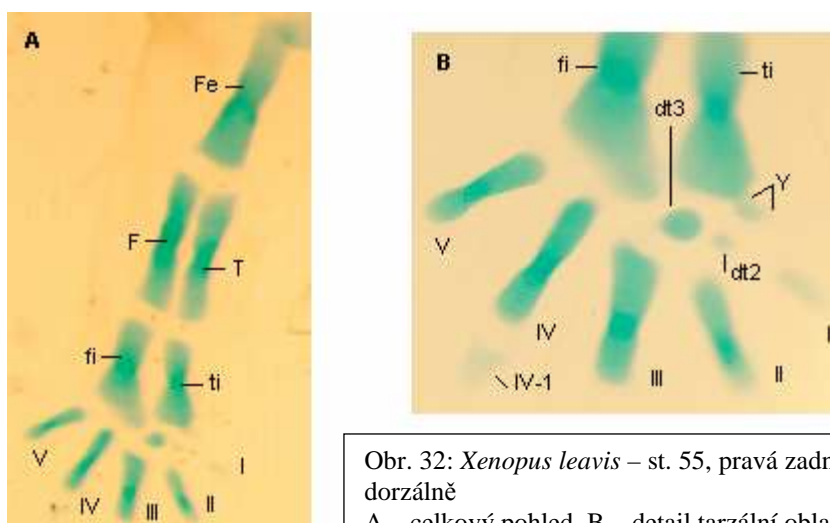
Dochází k prodlužování stávajících elementů. Tibia a fibula jsou štíhlé, oddělené a jejich délka dosahuje přibližně dvou třetin femuru. Distálně na ně navazují přibližně poloviční tibiale a fibulare. Na fibulare na distálním konci navazuje relativně velký, kulovitý element. Mediálně od něj se objevuje drobné, kulovité distální tarzale 3. Terminální část vyztužují dvě metatarzália – metatarzale IV a metatarzale III.

Obr. 31: *Xenopus leavis* – st. 54, zadní končetiny, dorzálně



Stádium 55

U femuru dochází pouze k malým změnám. Naopak oba elementy bérce jsou nyní štíhlejší, rovné a vzájemně se přibližují. Svým růstem téměř dosahují délky třech čtvrtin předcházejícího elementu. Fibulare splývá s kulovitým elementem a distálním koncem se téměř dotýká tibiale. Délka obou elementů odpovídá přibližně dvěma třetinám bérce. Distální tarzale 3 je velké, kulovité. Mediálně od něj se objevuje malé distální tarzale 2. Distálně od tibiale vznikají na dorzální a ventrální straně dva elementy budoucího jediného elementu Y. V metatarzální oblasti je viditelných všech pět elementů, ačkoli metatarzale I se teprve dotváří. Poslední viditelnou částí je vznikající první falang čtvrtého prstu.

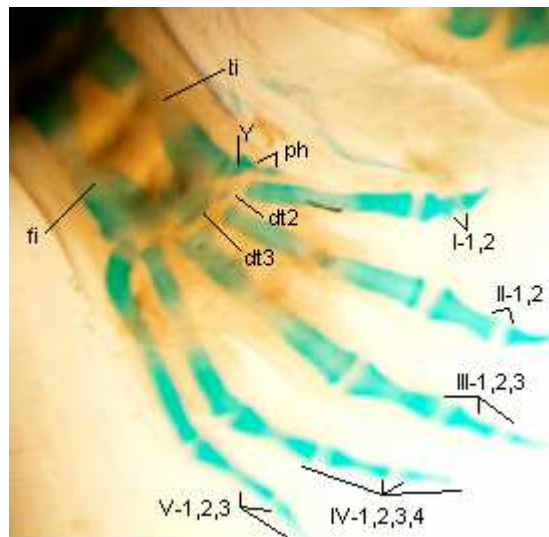


Obr. 32: *Xenopus leavis* – st. 55, pravá zadní končetina, dorzálně
A – celkový pohled, B – detail tarzální oblasti

Stádium 57

Femur se mírně prodlužuje, ale celkově zůstává relativně krátký a silný. V mediánní třetině začíná osifikovat. Tibia a fibula splynuly kloubními hlavicemi, mediálně zůstává úzká mezera. Jsou přibližně stejně dlouhé jako femur a taktéž je u nich patrný počátek osifikace. Tibiale a fibulare jsou krátké (přibližně dvou třetin předchozích elementů), spojené kloubními hlavicemi a v mediánní třetině osifikované.

V tarzální oblasti je dominantní velký, oválný element, distální tarzale 3, který navazuje na metatarzalia III a II. Distální tarzale 2 je výrazně menší, miskovitého tvaru a prochází napříč tarzem. Obě části elementu Y splynuly a ten je nyní středně velký, srdčitý. Distálně na něj navazují dva drápkovité elementy prehalluxu. Terminální část je kompletně vyvinutá. Metatarzalia jsou značně prodloužená a začínají osifikovat. Falangeální série je v plném počtu a osifikace zasáhla i mediánní část prvních falangů.



Obr. 33: *Xenopus leavis* – st. 57, detail pravé zadní končetiny, dorzálně

Stádium 58

Dokončuje se stavba končetiny (viz. kapitola 3.3.3.). Tibiofibula kompletně splynula, tibiale a fibulare se mírně prodloužily a vůči tibiofibule jsou přibližně poloviční. Délka metatarzálií zůstává nezměněna, naopak jednotlivé falangy se mírně prodlužují. Dokončuje se proces osifikace končetiny.

3. 4. *Pelobates fuscus*

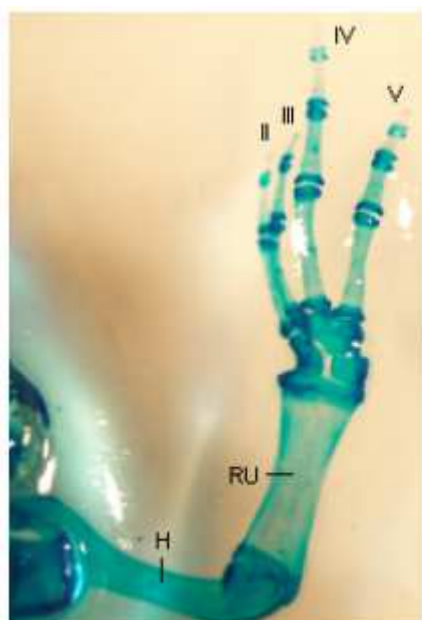
3. 4. 1. Morfologie přední končetiny – st. 65

Humerus je krátký, silný a mírně esovitě zakřivený. Radioulna je plně splynulá, s téměř neznatelnou mediánní rýhou. Délka radioulny dosahuje přibližně tří čtvrtin předchozího elementu.

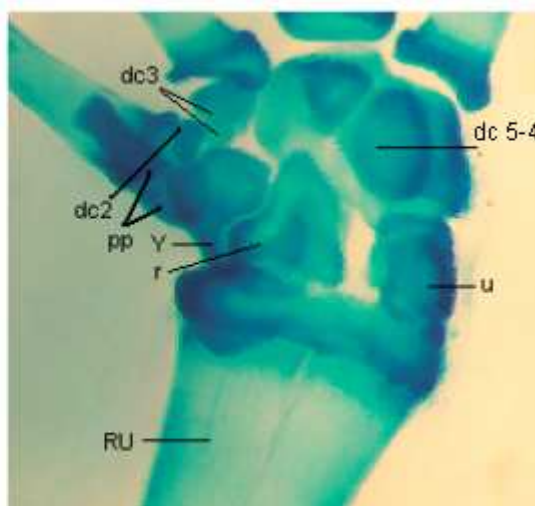
Karpální oblast je velmi kompaktní, jednotlivé elementy na sebe úzce tvarově navazují. Ulnare je středně velké a z vnější strany obkružuje zápěstí. Radiale je větší, typického tvaru písmene L. Na radiale tvarově navazuje dvoulaločnatý element Y. Distálně od něj se nacházejí dva elementy prepollexu – proximální je oválný, distální je drápkovitě protažen.

Největším elementem zápěstí je distální carpale 5-4, které těsně před dokončením metamorfózy splývá ze dvou sousedních distálních carpalií. Jeho dvojí původ je stále patrný ze dvou kulovitých hrbolů, které ho ventrálně vyztužují. Distální carpale 3 je tvořeno dvěma menšími, kulovitými elementy, které na sebe těsně navazují. Distální carpale 2 má podobu drobného, oválného elementu, které se nachází proximálně od metacarpale II.

Terminální část končetiny, metacarpalia II až V a falangeální série v počtu 2-2-3-3, je relativně dlouhá. Kromě zápěstí je končetina plně osifikovaná.



Obr. 34: *Pelobates fuscus* – st. 65, pravá přední končetina, dorzálně



Obr. 35: *Pelobates fuscus* – st. 65, karpální oblast levé přední končetiny, ventrálně

3. 4. 2. Morfologeneze přední končetiny

Stádium 52

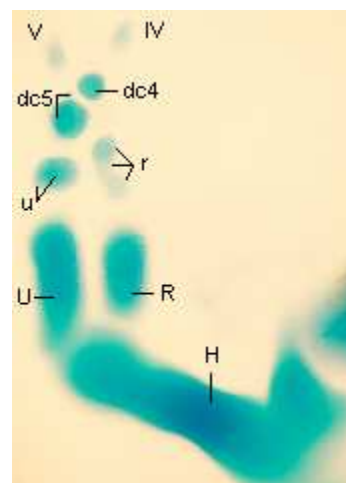
V končetinovém pupenu nejsou patrné známky chondrifikace.

Stádium 52 - 53

Mezi stádii 52 a 53 je možno sledovat vznik třech slabých tyčkovitých elementů - humeru a distálně na něj navazující ulny a radia.

Stádium 53

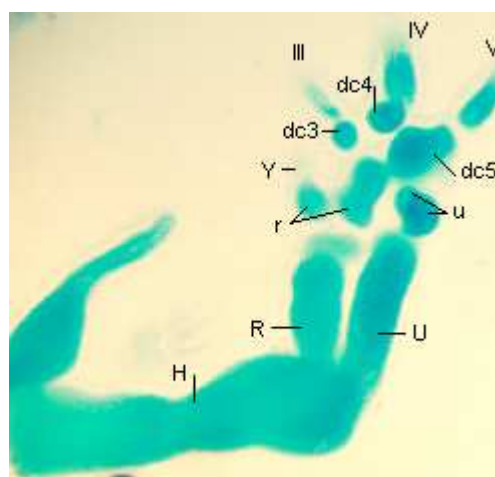
Stávající elementy se výrazně prodlužují. Humerus je dlouhý a silný. Ulna dosahuje přibližně poloviny jeho délky a dvou třetin šířky. Radius je výrazně kratší, jeho délka odpovídá přibližně čtvrtině proximálního elementu. Nově se vytváří několik elementů karpu. Ulnare je tvořeno dvěma kulovitými útvary (na dorzální a ventrální straně). Na radius distálně navazují tři kulovité útvary - budoucí radiale. Distální carpale 5 je na dorzální straně tvořeno velkým kulovitým elementem, ke kterému se z ventrální strany váže štíhlý srpovitý výběžek. Mediálně od něj je patrné středně velké, kulovité distální carpale 4. V terminální oblasti jsou viditelná dvě vznikající metacarpalia (IV a V).



Obr. 36: *Pelobates fuscus* – st. 53, levá přední končetina, dorzálně

Stádium 53 - 54

Na přelomu stádia 53 a 54 dochází k dalšímu růstu dlouhých kostí. Ulna a radius jsou, vzhledem k délce humeru, asi poloviční (radius je trochu kratší) a stále plně oddělené. Mezi elementy ulnare je patrný pruh chrupavčité tkáně, který navozuje počátek jejich splývání v jediný celek. Dále dochází k fúzi dvou mediálních elementů budoucího radialia v jediný činkovitý útvar. Distálně od radiale může být viditelný základ elementu Y. Distální carpale 5 je nyní tvořeno jen jediným lahvovitým útvarem.

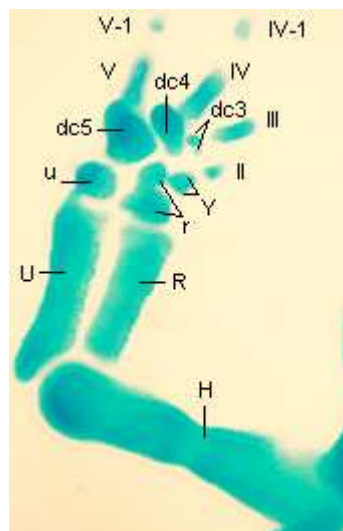


Obr. 37: *Pelobates fuscus* – st. 53-54, pravá přední končetina, dorzálně

Distální carpale 4 zůstává nezměněno. Mediálně od něj je patrné menší kulovité distální carpale 3. Metacarpální sérii tvoří stávající metacarpalia V a IV, nově se začíná vytvářet metacarpale III.

Stádium 54

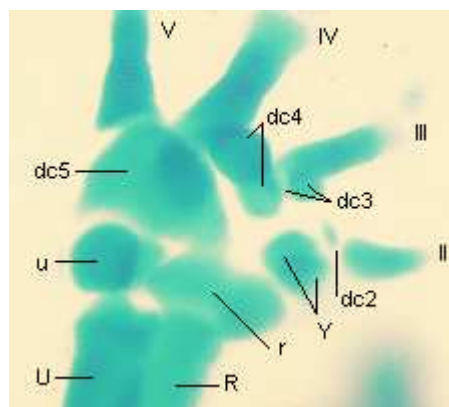
Ulnare mediálně splynulo v jediný element procházející napříč karpem. Radiale je tvořeno dvěma velkými útvary – z ventrální strany oválným a dorzálně velkým, kulovitým, který na něj zatím volně nasedá. Distální carpale 5 se stává největším elementem zápěstí – zasahuje mediálním směrem až do úrovně metacarpalia IV. Z dorzální strany je oválné, ventrální část zaujímá velký hřeben. Distální carpale 4 se protáhlo ventrálním směrem, nyní je miskovitého tvaru a zasahuje až k metacarpale III. U distálního carpale 3 je na ventrální straně patrný drobný, kulovitý element. Distálně od radiale se objevuje element Y, který se skládá ze dvou částí - dorzální srdčité a drobné, kulovité na ventrální straně. Další novinkou je počátek tvorby metacarpale II a prvních falangů čtvrtého a pátého prstu.



Obr. 38: *Pelobates fuscus* – st. 54, levá přední končetina, dorzálně

Stádium 55

Pokračuje prodlužování proximálních elementů končetiny. Ulna a radius nyní dosahují délky přibližně dvou třetin humeru. Jejich proximální kloubní hlavice splývají. Ulnare je z dorzální strany oválné a ventrálně je zesíleno přiléhajícím elementem. Radiale splynulo v jediný velký element a získává svůj typický tvar písmene L. Distální carpale 5 je velké, bočníkovitého tvaru. Distálně navazuje na ulnare i radiale a zasahuje od metacarpale V až k metacarpale III. Mediálně blízko něj leží srdčité distální carpale 4, které je z ventrální strany zesílené (pravděpodobně dalším elementem). Distální carpale 3 tvoří dva středně velké, kulovité elementy, které na sebe dorzoventrálně navazují. Nově vzniká distální carpale 2, v podobě drobné chondrifikace ležící proximálně od metacarpale II. Obě části elementu Y se zvětšují a mediálně splývají. Distálně od elementu Y se na ventrální straně začíná vytvářet první element prepollexu. Terminální část končetiny je tvořena čtyřmi metacarpalii a články prstů v počtu 1-2-3-2.



Obr. 39: *Pelobates fuscus* – st. 55, detail karpu levé přední končetiny, dorzálně

Stádium 56

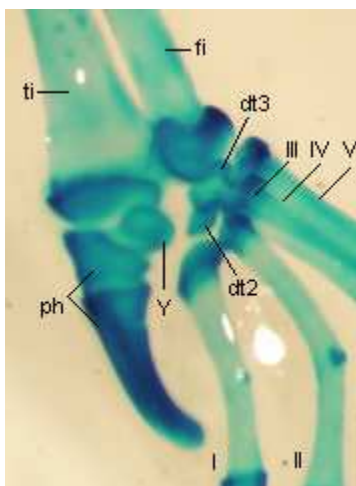
Humerus je dlouhý, silný. Ulna a radius splynuly kloubními hlavicemi, ale zůstává mezi nimi úzká mediánní mezera. Ulnare je tvořeno velkým miskovitým elementem, který laterálně obkružuje zápěstí. Mediánní stranu zápěstí vyztužují radiale a element Y, které na sebe tvarově navazují. Distální části karpu dominují velká lichoběžníkovitá distální carpalia 4 a 5. Distální carpale 3 je stále ventrálně vyztuženo druhým elementem. Distální carpale 2 zůstává drobné. Prepollex je tvořen dvěma elementy – proximálním, oválným a distálně na něj navazujícím, drápkovitým. Falangeální série je plně vyvinutá, v počtu falangů 2-2-3-3.

Stádia 57 až 65

Dokončují se detaily stavby končetiny (viz. kapitola 3.4.1.). Humerus se mírně esovitě zakřivuje. Ulna a radius kompletně splývají. Elementy karpální oblasti získávají svou finální podobu a celé zápěstí se stává více kompaktní. Těsně před koncem metamorfozy splývají distální carpalia 5 a 4.

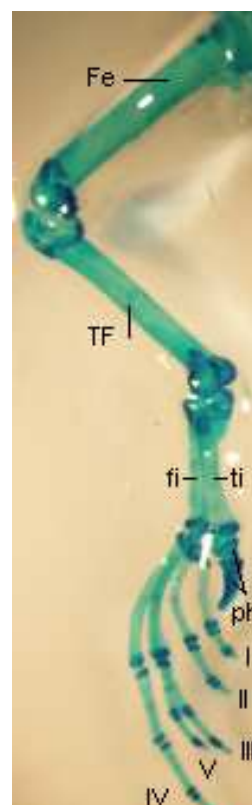
3. 4. 3. Morfologie zadní končetiny – st. 65

Femur je relativně krátký, silný a mírně esovitě zakřivený. Tibiofibula je kompletně splynulá, s téměř neznatelnou mediánní rýhou. Je robustní a svou délkou přibližně odpovídá femuru. Tibiale a fibulare splynuly kloubními hlavicemi a jejich délka je vůči předcházejícímu elementu přibližně poloviční. Distální část tarzu tvoří dva elementy – středně velké, oválné distální tarzale 3 a menší distální tarzale 2. Element Y je relativně velký, srdčitý a je posunut hlouběji pod hlavici tibiale.



Prehalux je tvořen dvěma mohutnými elementy – proximální, hranolovitý, který z vnější strany obkružuje element Y, zatímco distální element je lopatovitě protažen a svou délkou dosahuje přibližně k dvěma třetinám metatarzale I.

Obr. 40: *Pelobates fuscus* – st. 65, detail pravé zadní končetiny, ventrálně



Obr. 41: *Pelobates fuscus* – st. 65, pravá zadní končetina, dorzálně

Na pět metatarzálií nasedá kompletní falangeální série v počtu článků 2-2-3-4-3. Prsty jsou relativně dlouhé. Kromě distální části tarzu, je končetina kompletně osifikovaná.

3. 4. 4. Morfogeneze zadní končetiny

Stádium 52

Zadní končetina je bez chrupavčité výztuhy.

Stádium 52- 53

Objevují se čtyři štíhlé tyčinkovité elementy – základ femuru, tibie, fibuly a fibulare. U některých exemplářů je možno pozorovat drobné chondrifikace mediálně a distálně od fibulare, které později dají vznik tibiale a prvnímu z metatarzálií.

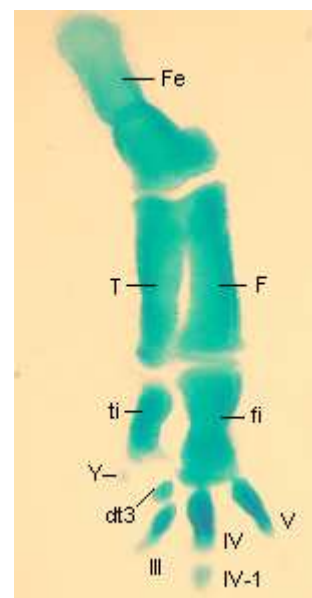
Stádium 53

Femur je relativně dlouhý a silný. Distálně na něj navazují tibia a fibula, které jsou štíhlé, oddělené, ale téměř stejně dlouhé jako předcházející element. Naopak fibulare dosahuje maximálně poloviční délky. Tibiale je tvořeno velmi krátkou tyčinkou. Terminální část obsahuje tři ne zcela vyvinutá metatarzália (metatarzale III, IV a V). Nově je také viditelný drobný, kulovitý základ distálního tarzale 3, který se nachází mezi fibulare a metatarzale III.

Stádium 53 - 54

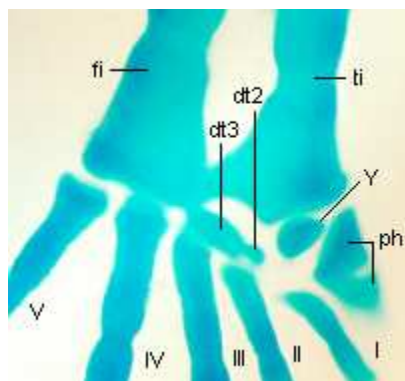
Dochází k mírnému prodloužení a zesílení femuru. Tibia a fibula dosahují délky přibližně čtyř pětin předchozího elementu. Jsou silné a na obou koncích splývají kloubními hlavicemi. Tarzální oblasti dominuje velmi silné fibulare, které zůstává oddělené od výrazně slabšího a kratšího tibiale. Terminální část končetiny je tvořena relativně velkým, oválným distálním tarzale 3 a třemi metatarzalií. Začíná se vytvářet první falang čtvrtého prstu a distálně od tibiale drobný kulovitý element Y.

Obr. 42: *Pelobates fuscus* –
st. 53-54, levá zadní končetina,
dorzálně



Stádium 54

Pokračuje prodlužování a zeštíhlování dlouhých kostí. Tibia a fibula nyní dosahují délky tří čtvrtin femuru a více se přibližují (zůstává mezi nimi jen úzká mediánní mezera). Tibiale a fibulare získávají svůj typický tvar. Splynuly kloubními hlavicemi a dosahují délky dvou třetin předchozích elementů. Distální tarzale 3 je velké, srdčité a svou velikostí přesahuje kloubní hlavici metatarzale III. Element Y je tvořen dvěmi kulovitými chondrifikacemi, na dorzální a ventrální straně. Metatarzální série obsahuje čtyři elementy a pátý element, metatarzale I, se začíná vytvářet. Posledními viditelnými útvary jsou falangy III-1, IV-1,2 a V-1.



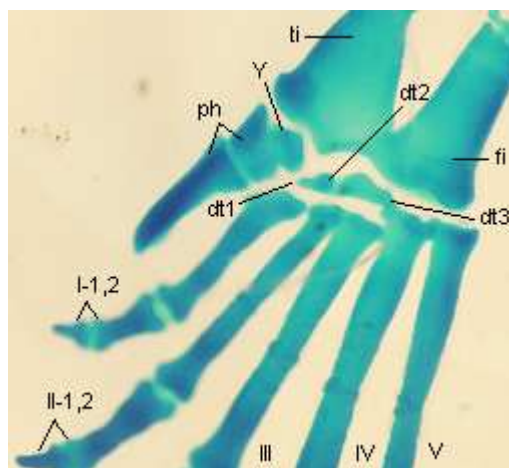
Obr. 43: *Pelobates fuscus* – st. 54-55, detail tarzu pravé zadní končetiny, dorzálně

Stádium 54 - 55

Oproti předcházejícímu popisu dochází k drobným změnám v tarzální oblasti končetiny. Distální tarzale 3 se prodlužuje, nyní je oválné a zasahuje až k metatarzale II. Objevuje se distální tarzale 2 - jako drobný, kulovitý element nad metatarzale II. V případě elementu Y dochází ke splynutí obou částí v jediný srdčitý útvar. Nově jsou viditelné dva elementy prehalluxu – výrazný proximální navazuje na element Y, distální je zatím tvořen širokým pruhem hmoty.

Stádium 55

Proximální elementy končetiny se kromě dalšího mírného prodlužování téměř nemění. Jejich vzájemný poměr zůstává zachován. Naopak terminální oblast získává svou finální podobu. Kromě velkého, oválného distálního tarzalia 3 se prodlužuje i distální tarzale 2, které nyní prochází ventrálním směrem napříč tarzem. Nově se objevuje základ distálního tarzale 1, v podobě drobné chondrifikace u metatarzale I. Element Y zůstává středně velký, srdčitý. Dominantními prvky tarzu jsou dva elementy prehalluxu – proximální je mohutný, prstencovitý a obkružuje element Y, distální prehallux je naopak široký, lopatovitý a svou délkou téměř odpovídá metatarzale I. Falangeální série nabývá svého konečného vzoru (2-2-3-4-3).



Obr. 44: *Pelobates fuscus* – st. 55, detail levé zadní končetiny, dorzálně

Stádia 56 až 65

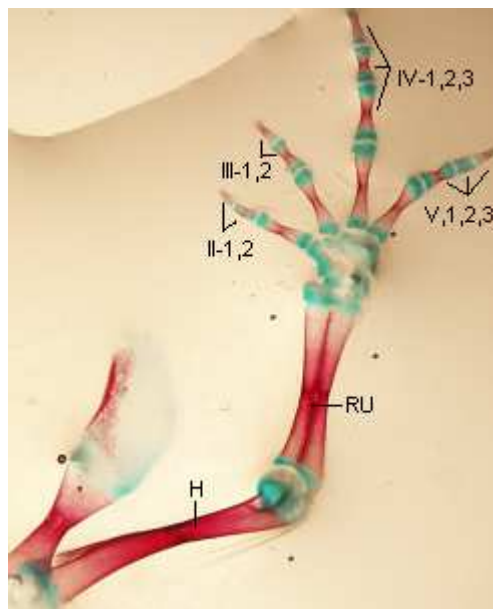
Dokončuje se stavba končetiny (viz. kapitola 3.4.3.). Femur se esovitě zakřivuje. Tibiofibula kompletně splývá a dosahuje plné velikosti. K největší změně dochází v případě distálního tarzale 1. Ve stádiu 56 ho tvoří jasně ohraničený hráškovitý útvar. Individuálně od stádia 58 slábne a u všech exemplářů před ukončením metamorfózy mizí.

3. 5. *Bufo bufo*

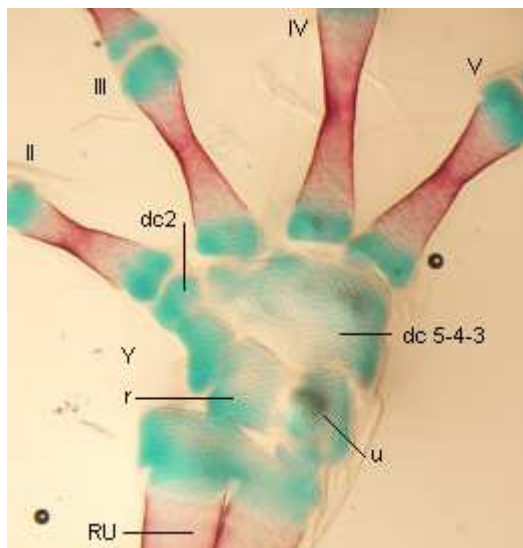
3. 5. 1. Morfologie přední končetiny – st. 66

Humerus je dlouhý, štíhlý a mírně esovitě zakřivený. Radioulna dosahuje délky asi dvou třetin předchozího elementu, je plně splynulá, s výraznou mediální rýhou.

Ulnare je středně velké, miskovité, s výrazným ventrálním hřebenem. Radiale je přibližně stejně velké, oválného tvaru. Distálně od radiale leží menší miskovitý element Y, na který navazují dva elementy prepollexu – proximální je kulovitý, distální drápkovitě protažen.



Obr. 45: *Bufo bufo* – st. 66, pravá přední končetina, dorzálně



Obr. 46: *Bufo bufo* – st. 66, detail pravé přední končetiny, dorzálně; prepollex je překryt elementem Y a metacarpalem II

Největším elementem zápěstí je distální carpale 5-4-3 nepravidelného tvaru, které zasahuje od metacarpale V až k metacarpale III. Posledním elementem zápěstí je drobné, miskovité distální carpale 2.

Terminální část končetiny tvoří čtyři metacarpalia (II až V) a falangeální série v počtu článků 2-2-3-3. Tato oblast je středně dlouhá. Kromě karpální oblasti, je končetina plně osifikovaná.

3. 5. 2. Morfogeneze přední končetiny

Stádium 52

Končetinový pupen je bez chrupavčité výztuhy.

Stádium 54

Vzhledem k nedostatečné kvalitě a množství materiálu, nebylo pozorování možné.

Stádium 55

Humerus je relativně dlouhý, silný a téměř rovný. Ulna a radius dosahují délky asi dvou třetin humeru. Jsou štíhlé a po celé své délce oddělené - dotýkají se pouze kloubními hlavicemi. Radiale je velké, kulovitého tvaru. Ulnare se skládá ze dvou kulovitých elementů – středně velkého na dorzální straně a menšího na ventrální straně karpu, mezi ulnare a radiale. Proximálně od ulnare (blízko kloubní hlavice ulny) se nachází další kulovitý útvar. Dominantním elementem zápěstí je velké, oválné distální carpale 5-4, které proximálně navazuje na ulnare i radiale. Na svém distálním konci se kloubí na dvě metacarpalia – metacarpale V a IV. Mediálním směrem se v jeho těsné blízkosti nachází drobné, kulovité distální carpale 3. Distálně od radiale je patrný počátek vzniku menšího, kulovitého elementu Y.

V terminální části leží plně vyvinutá metacarpalia IV a V a téměř dokončené metacarpale III. U některých exemplářů bývá viditelný počátek vzniku metacarpale II, jakožto drobné chrupavčité tečky. Z falangeální série se objevují první články čtvrtého a pátého prstu.



Obr. 47: *Bufo bufo* – st. 55, pravá přední končetina, dorzálně

Stádium 56

U humeru dochází k jeho prodloužení a mírnému zeštíhlení. Také je patrný počátek jeho esovitého zakřivení. K růstu dochází i v případě ulny a radia (poměr vůči humeru zůstává zachován). Od proximálního konce je patrný počátek jejich fúze.

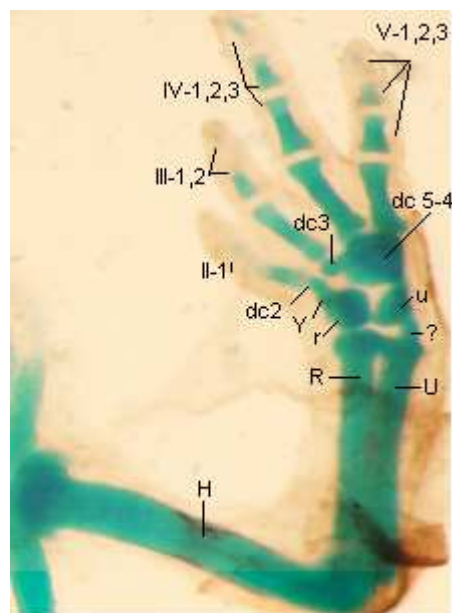
Ulnare splynulo ze dvou elementů, nyní je oválného tvaru a z laterální strany obkružuje zápěstí. Proximálně ležící kulovitý element se napojuje na kloubní hlavicí ulny. Element Y je středně velký, miskovitého tvaru. Proximálně navazuje na velké oválné radiale, distálně od něj je viditelný první element prepollexu.

Distální carpale 5-4 se rozrostlo, zasahuje blíže k proximálním elementům. Také je viditelný počátek jeho splývání s distálním carpale 3. Nově se objevuje drobné, kulovité distální carpale 2. Metacarpalia jsou vyvinutá v plném počtu a dokončuje se stavba falangeální série (terminální falangy se teprve dotvářejí).

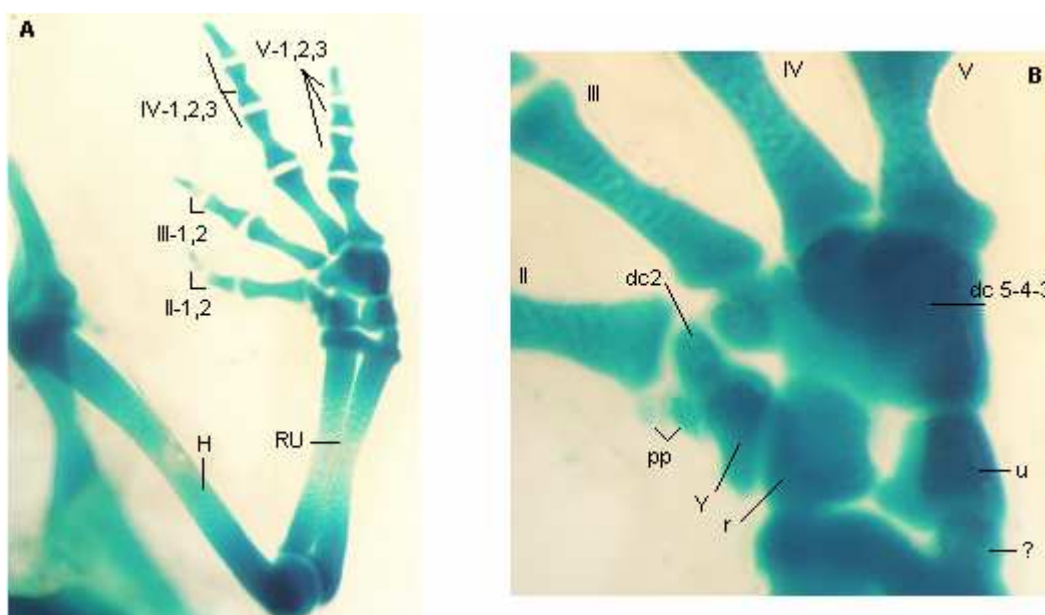
Stádium 57

Pokračuje prodlužování proximálních elementů. Radiolna je téměř splynulá, s úzkou mediální štěrbinou. U humeru i radiolny je patrný počátek osifikace.

Ulnare i radiale zůstávají středně velké a z laterální, resp. mediální strany, obkružují zápěstí. Proximální element “?” splývá s ulnou a tvoří kloubení mezi ní a ulnare. Element Y je středně velký, srdčitý a proximálně tvarově navazuje na radiale. Distálně tvoří oporu pro dva elementy prepollexu (proximální je oválný, distální drobný). Distální carpale 5-4 plně splývá s distálním carpale 3 v jediný útvar. Pozůstatkem po původním distálním carpale 3 je kulovité zesílení na ventrální straně nově vzniklého distálního carpale 5-4-3. Distální carpale 2 zůstává jako samostatný kulovitý útvar a těsně navazuje na element Y. Metacarpální i falangeální série je vyvinutá v plném počtu.



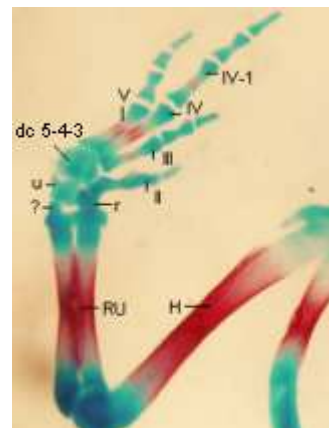
Obr. 48: *Bufo bufo* – st. 56, pravá přední končetina, dorzálně; prepollex zakryt elementem Y



Obr. 49: *Bufo bufo* – st. 57, pravá přední končetina, dorzálně
A – celkový pohled; B – detail karpální oblasti

Stádium 58

Osifikace postoupila téměř po celé délce humeru a radioulny. Taktéž je viditelná na metacarpáliích III až V a na prvním falangu čtvrtého prstu. Radioulna je kompletně splynulá, s výraznou mediální rýhou. Element “?” se více zanořuje do kloubní hlavice ulny. Ke tvarové změně dochází v případě elementů prepollexu - nyní jsou oba kuželovitého tvaru.



Stádium 62

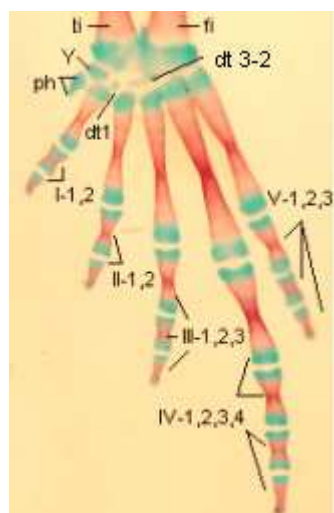
Dokončuje se stavba končetiny (viz. kapitola 3.5.1).

Obr. 50: *Bufo bufo* – st. 58, levá přední končetina, dorzálně

Osifikace proběhla na všech metacarpáliích a na prvních člancích prstů. Na ostatních falangech osifikace alespoň začala. Karpální oblast zůstala chrupavčitá. Distální element prepollexu se drápkovitě prodlužuje a získává tím svou finální podobu. Element “?” se plně zanořil do distálního konce ulny a je téměř neznatelný.

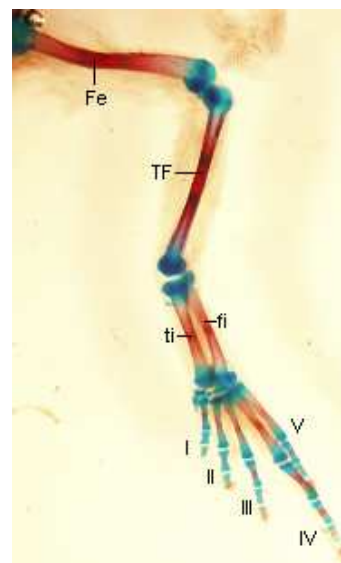
3. 5. 3. Morfologie zadní končetiny – st. 66

Femur je dlouhý, štíhlý a esovitě zahnutý. Tibiofibula je kompletně splynulá a délkou přibližně odpovídá femuru. Tibiale a fibulare splývají na obou koncích kloubními hlavicemi a jsou asi o polovinu kratší než předchozí elementy.



Obr. 52: *Bufo bufo* – st. 66, detail levé zadní končetina, dorzálně

V distální části tarzu jsou viditelné dva elementy. Dlouhé oválné distální tarzale 3-2 se kloubí na dvě metatarzalia (III a II). Distální tarzale 1 je v podobě malého kulovitého útvaru nad metatarzale I. Element Y je velký, miskovitý a z mediální strany obkružuje tarsus. Distálně na něj navazují dva elementy prehalluxu – proximální je kulovitý, distální je drápkovitě protažen. Terminální část tvoří pět metatarzálií a falangeální série v počtu 2-2-3-4-3. Prsty jsou středně dlouhé. Kromě distální části tarzu je končetina plně osifikovaná.



Obr. 51: *Bufo bufo* – st. 66, levá zadní končetina, dorzálně

3. 5. 4. Morfogeneze zadní končetiny

Stádium 52

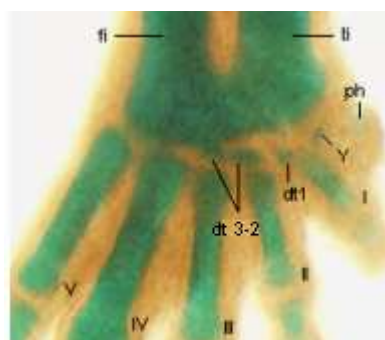
Končetina bez chrupavčité výztuhy.

Stádium 54

Vzhledem k nedostatečnému množství a kvalitě materiálu, nebylo pozorování možné.

Stádium 55

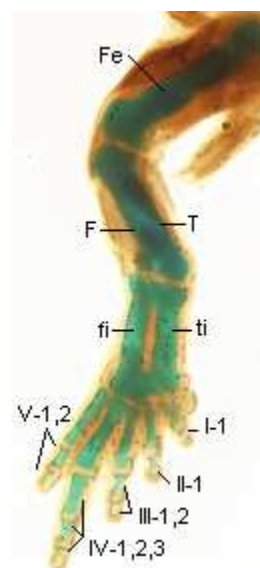
Femur je relativně dlouhý a silný. Tibia a fibula jsou mírně kratší a štíhlejší než femur. Kromě kloubních hlavic, jsou zcela oddělené. Tibiale a fibulare dosahují přibližně dvou třetin délky femuru, jsou silné a vzájemně splynulé kloubními hlavicemi. Distální část tarzu tvoří dva elementy. Distální tarzale 3-2 leží proximálně od metatarzálií II a I. Tvoří ho dva kulovité útvary spojené do jediného činkovitého útvaru. Druhým elementem je distální tarzale 1, které se



Obr. 54: *Bufo bufo* – st. 55, detail pravé zadní končetiny, dorzálně

nachází proximálně mezi metatarzálii II a I. Další částí tarzu je drobný, kulovitý element Y ležící nad metatarzale I. Distálně od něj může být patrný počátek vzniku

prvního elementu prehallaxu. Terminální část končetiny tvoří pět metatarzálií a falangeální série v počtu článků 1-1-2-3-2.

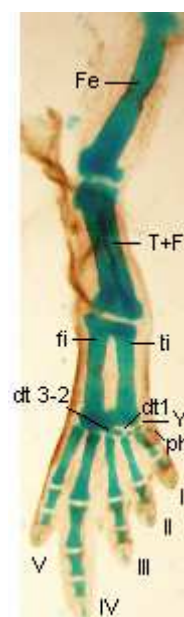


Obr. 53: *Bufo bufo* – st. 55, pravá zadní končetina, dorzálně

Stádium 56

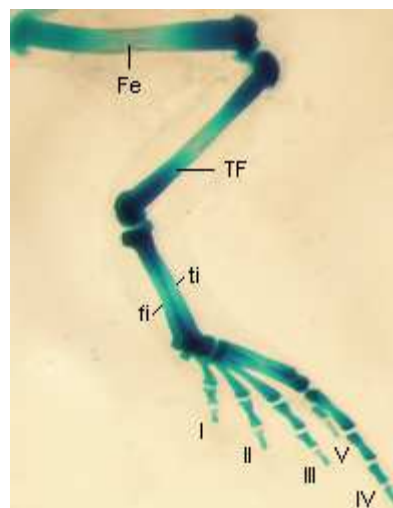
Pokračuje prodlužování proximálních elementů, jejich poměr zůstává zachován. Tibia a fibula se k sobě přibližují, nyní je mezi nimi pouze úzká mediánní mezera. Obě části distálního tarzale 3-2 splynuly a to je nyní štíhlé, oválného tvaru. Distální tarzale 1 je v podobě jasně ohraničeného kulovitého elementu. Element Y je menší, miskovitý a prochází napříč tarzem. Distálně od něj je již jasně patrný první element prehallaxu. Na pět metatarzálií nasedá kompletní falangeální série.

Obr. 55: *Bufo bufo* – st. 56, pravá zadní končetina, dorzálně



Stádium 57

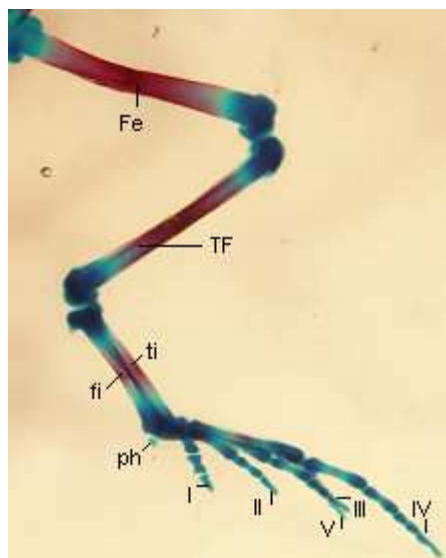
Femur se mírně esovitě stáčí. Tibiofibula je splynulá, uprostřed s výraznou mediánní rýhou. Délka tibiofibuly odpovídá asi čtyřem pětinám femuru. Tibiale a fibulare jsou štíhlé, spojené hlavicemi a jejich délka dosahuje asi poloviny femuru. Element Y je relativně velký, srdčitý. Distálně na něj navazují dva elementy prehalluxu – proximální je kulovitý a velký jako element Y, distální je zatím v podobě drobné chondrifikace. Femur, tibiofibula a tibiale s fibulare v mediánní třetině osifikují.



Obr. 56: *Bufo bufo* – st. 57, pravá zadní končetina z laterálního pohledu

Stádium 58

Viditelná osifikace již téměř celého femuru a tibiofibuly. Nově osifikují metatarzália III až V a první článek čtvrtého prstu. Ke tvarové změně dochází v případě elementů prehalluxu – proximální je oválný, distální se trojúhelníkovitě rozšiřuje.

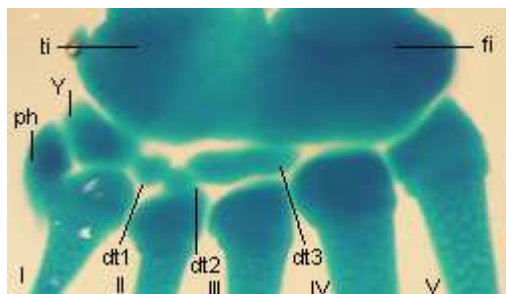


Obr. 57: *Bufo bufo* – st. 58, pravá zadní končetina z laterálního pohledu

Stádium 62

Dokončuje se stavba končetiny (viz. kapitola 3.5.3). Osifikace pokročila na všech elementech, včetně metatarzálií a prvních falangů. Zbylé články prstů teprve začínají osifikovat. Distální část tarzu zůstává chrupavčitá.

Abnormalitou u jednoho exempláře byla přítomnost samostatného distálního tarzale 2, která dokládá jeho sekundární splývání s distálním tarzale 3.



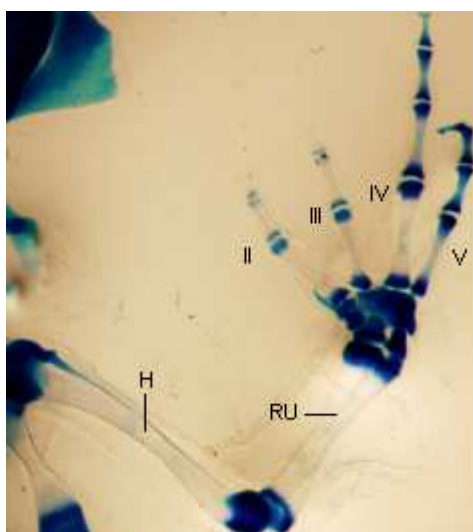
Obr. 58: *Bufo bufo* – st. 62, detail tarzu levé zadní končetiny, dorzálně

3. 6. *Rana dalmatina* + *Rana temporaria*

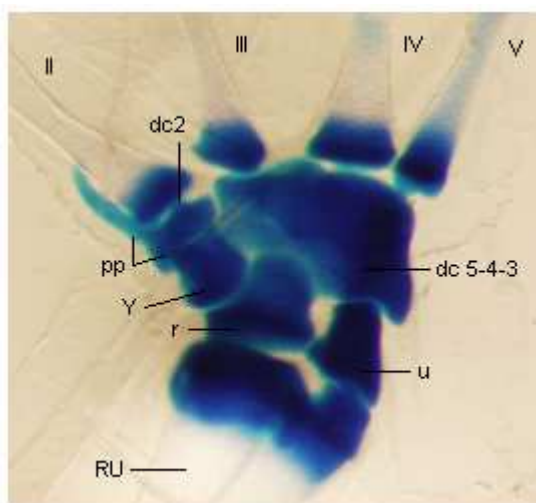
3. 6. 1. Morfologie přední končetiny – st. 66

Humerus je dlouhý, štíhlý a mírně esovitě zahnutý. Radioulna je plně splynulá, s téměř nezatelnou mediální rýhou. Její délka odpovídá asi dvěma třetinám humeru. Ulnare i radiale jsou středně velká, miskovitěho tvaru - z laterální, resp. mediální, strany obkružují zápěstí. Největším elementem zápěstí je distální carpale 5-4-3. Je nepravidelného tvaru, proximálně navazuje na ulnare i radiale a distálně navazuje na tři metacarpalia (III, IV a V). Distální carpale 2 je tvořeno drobným, kulovitým elementem. Leží proximálně od metacarpale II. Na radiale tvarově těsně navazuje menší lichoběžníkový element Y. Ten slouží jako opora pro dva elementy prepollexu – proximální je relativně silný a oválný, distální naopak štíhlý, drápkovitý. Celá karpální oblast je velmi kompaktní, elementy na sebe úzce navazují.

Terminální část končetiny tvoří čtyři metacarpalia a kompletní falangeální série v počtu 2-2-3-3 článků. Prsty jsou středně dlouhé až relativně dlouhé (v případě *R. dalmatina*). Kromě karpální oblasti je celá končetina kompletně osifikovaná.



Obr. 59: *Rana dalmatina* – st. 66, pravá přední končetina, dorzálně



Obr. 60: *Rana dalmatina* – st. 66, detail karpu pravé přední končetiny z dorzální strany

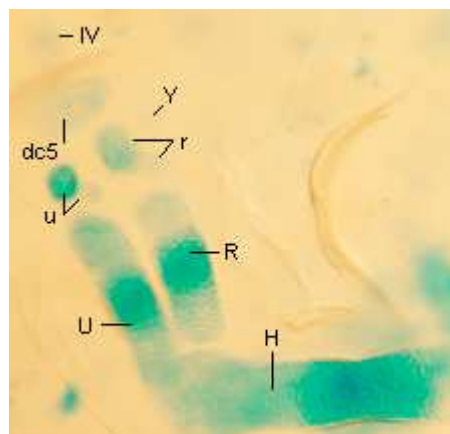
3. 6. 2. Morfogeneze přední končetiny

Stádia 52 až 53

U většiny jedinců nebyla pozorována žádná chrupavčitá výztuha přední končetiny. Výjimečně, u nejpokročilejších jedinců stádia 53, byly pozorovány drobné tyčinkovité náznaky budoucího humeru, ulny a radia.

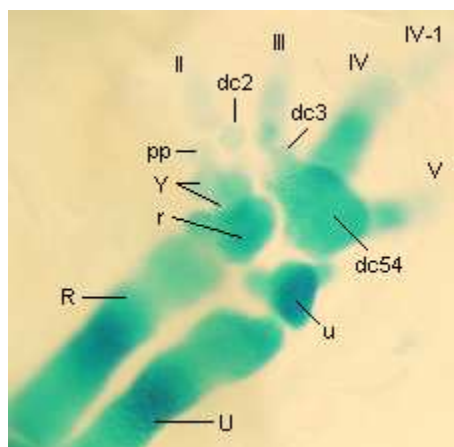
Stádium 54

Humerus je relativně dlouhý a silný. Distálně na něj navazují asi poloviční ulna a radius. V oblasti zápěstí je viditelných několik elementů. Proximálně leží středně velké ulnare a radiale, která jsou obě tvořena dvěma kulovitými elementy – větším na dorzální straně a drobným na ventrální straně karpu. Distální část zápěstí je tvořena velkým, oválným distálním carpale 5, které svou velikostí navazuje na ulnare i radiale.



Obr. 61: *Rana dalmatina* – st. 54, levá přední končetina z dorzální strany

U pokročilejších exemplářů byl pozorován vznik kulovitého elementu Y ležícího laterálně od radiale. Chrupavčitá výztuha končetiny je zakončena jediným vznikajícím metakarpálním elementem - metacarpalem IV.



Obr. 62: *Rana dalmatina* – st. 55, detail pravé přední končetiny, dorzálně

Stádium 55

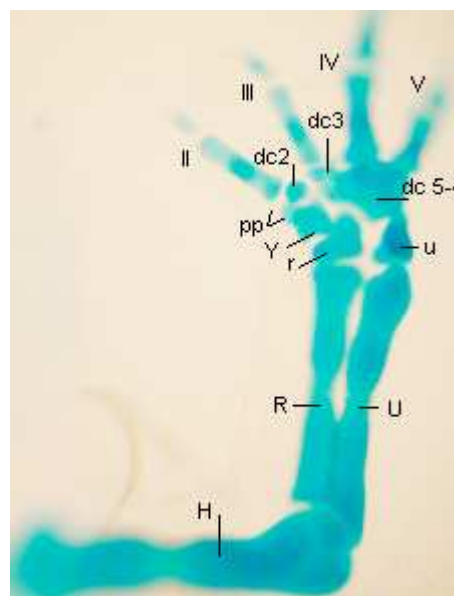
Prodłużují a zeštihlují se proximální elementy končetiny. Ulna a radius jsou téměř stejně dlouhé jako humerus. Ulnare je velké, srdčitého až trojúhelníkovitého tvaru – centrální část tvoří původní velký element, který je nyní ventrálně zesílen silným hřebenem. Mediálně a distálně na něj navazují dvě drobné chondrifikace, které doplňují jeho tvar. Také v případě radiale dochází ke splývání původních dvou elementů v jediný, který nabývá tvaru písmene L. Na radiale navazují dvě středně velké kulovité chondrifikace – budoucí element Y. Distálně od nich je patrný vznik prvního elementu prepollexu.

Dalšími, nově viditelnými elementy, jsou drobná, kulovitá distální carpalia 2 a 3. Dominantní místo ovšem zaujímá distální carpale 5, které svou velikostí pokrývá téměř celou

terminální část zápěstí. Správně označení tohoto útvaru by mělo být distální carpale 5-4 a tento útvar distálně navazuje na metacarpale V i metacarpale IV. Distální carpale 4 nikdy nebylo pozorováno jako samostatný element. Terminální část končetiny je tvořena čtyřmi metacarpalii (kromě výše zmiňovaných, to jsou ještě ne zcela chondrifikovaná metacarpalia III a II) a prvním vznikajícím falangem čtvrtého prstu.

Stádium 55 - 56

Ulna a radius od proximálního konce splývají. Ulnare si upevňuje svůj tvar a z laterální strany obkružuje zápěstí. Element Y splynul v jediný útvar. Prepollex je tvořen ze dvou částí – nad kulovitou proximální se začíná vytvářet nová, drobná chondrifikace. Distální carpale 5-4 se rozrůstá mediálním směrem a téměř pohlcuje distální carpale 3. Na čtyři metakarpální elementy navazuje falangeální série v počtu falangů 1-1-2-2.



Obr. 63: *Rana dalmatina* – st. 55-56, pravá přední končetina, dorzálně

Stádium 56

Humerus se prodlužuje a je z větší části osifikovaný. Ulna a radius splynuly (zůstala mezi nimi jen úzká rýha). Dosahují délky asi dvou třetin humeru a taktéž téměř zosifikovaly. V distální části zápěstí splývají elementy v jediné veliké distální carpale 5-4-3. Distální carpale 2 zůstává jako samostatný kulovitý útvar mezi metacarpale II a elementem Y. První element prepollexu je oválný, druhý se drápkovitě prodlužuje. Falangeální série je v plném počtu 2-2-3-3 a, stejně jako metacarpalia, začíná osifikovat.

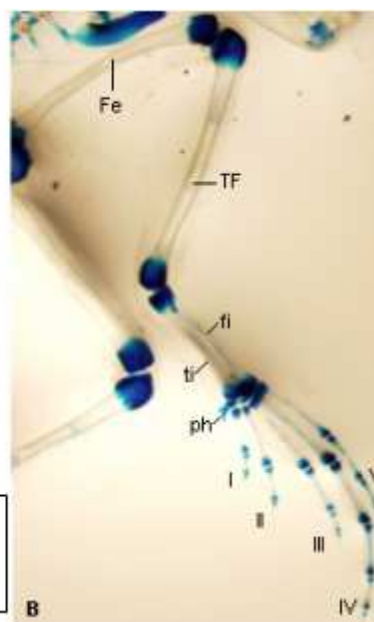
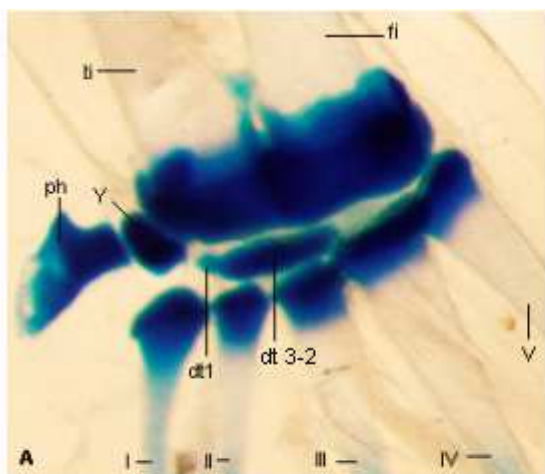
Stádium 57

Elementy končetiny nabývají svou finální podobu (viz kapitola 3.6.1). Karpální oblast je kompaktnější, jednotlivé elementy na sebe velmi úzce navazují. Kromě elementů zápěstí je celá končetina osifikovaná.

3. 6. 3. Morfologie zadní končetiny – st. 66

Femur je dlouhý, štíhlý a téměř rovný. Tibiofibula je kompletně splynulá a téměř stejně dlouhá jako femur. Tibiale a fibulare jsou štíhlé elementy, vzájemně spojené kloubními hlavicemi. Jejich délka je vůči předchozím elementům asi poloviční. V distální části tarzu se nachází jediný oválný element, distální tarzale 3-2-1. V ojedinělém případě bylo pozorovatelné napojení drobného kulovitého distálního tarzale 1 na zbylý dvouelement. Dále je v tarzální oblasti patrný velký, srdčitý element Y. Na něj se napojuje jediný element prehalluxu, který je kladivovitého až lopatovitého tvaru.

Terminální část končetiny tvoří pět metatarzálií a kompletní falangeální série v počtu 2-2-3-4-3 článků. Prsty jsou středně dlouhé až relativně dlouhé (u *R. dalmatina*). Osifikace končetiny zasáhla všechny elementy, kromě distální části tarzu.



Obr. 64: *Rana dalmatina* – st. 66, levá zadní končetina, dorzálně
A – detail tarzu, anomálie v podobě odděleného distálního tarzale 1
B – celkový pohled na končetinu z mediální roviny

3. 6. 4. Morfogeneze zadní končetiny

Stádium 53

U nejpokročilejších jedinců se poprvé objevuje známka chondrifikace zadní končetiny – drobné základy femuru, tibie a fibuly.

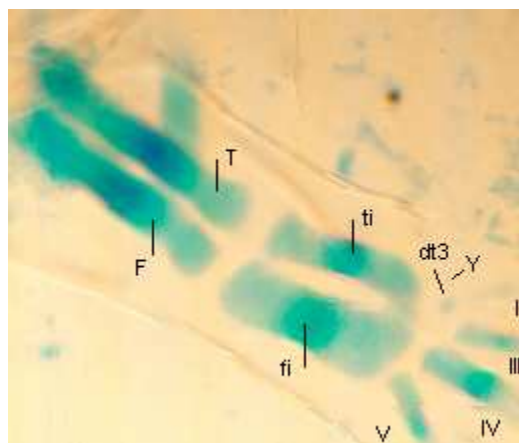
Stádium 54

Končetinový pupen je vyztužen několika krátkými tyčkovitými elementy - proximálně ležící femur je nejsilnější. Tibia a fibula dosahují jeho délky, ale jsou slabší. Nově se objevují první dva elementy tarzu – tibiale a fibulare. Stejně jako předchozí elementy, jsou plně oddělené a oba dosahují přibližně dvou třetin délky femuru. Fibulare je výrazně silnější a

získává svůj typický tvar (distální část se mírně stáčí směrem k tibiale). Slabě viditelná jsou také dvě vznikající metatarzalia – metatarzale III a IV.

Stádium 55

Femur je relativně dlouhý a silný. Distálně na něj navazující tibia a fibula dosahují přibližně jeho délky, jsou však výrazně štíhlejší. Fibulare je tvořeno velmi silným, tyčkovitým elementem o délce asi dvou třetin předchozího elementu. Tibiale je mírně kratší a štíhlejší. Obě struktury se vzájemně dotýkají distálními kloubními hlavicemi. V terminální části končetiny jsou viditelná tři plně vyvinutá metatarzalia

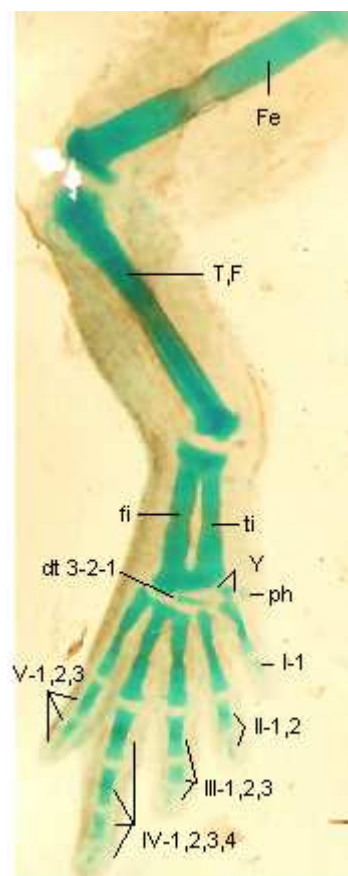


Obr. 65: *Rana dalmatina* – st. 55, terminální část pravé zadní končetiny, dorzálně

(metatarzale V, IV, III) a jedno teprve chondrifikující (metatarzale II). Proximálně od metatarzalii III a II se nachází drobný kulovitý element – budoucí distální tarzale 3. U některých exemplářů je viditelný slabý kulovitý základ budoucího elementu Y, který leží distálně od tibiale, na ventrální straně tarzu. Taktéž bývá slabě vidět počátek chondrifikace prvních falangů čtvrtého a pátého prstu.

Stádium 56

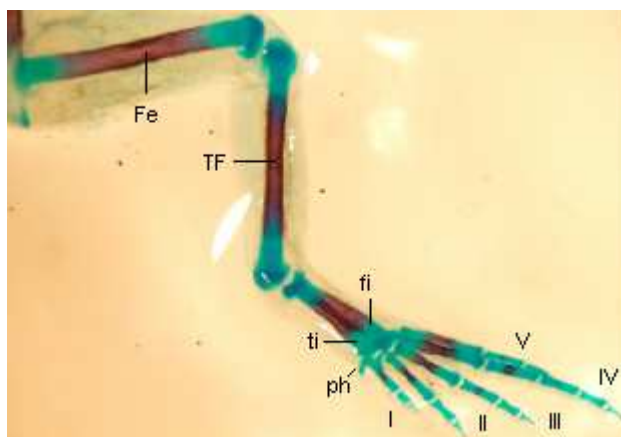
Pokračuje růst dlouhých kostí, vzájemné poměry zůstávají zachovány. Tibia a fibula jsou stále oddělené, dotýkají se pouze kloubními hlavicemi. Zato tibiale a fibulare na svých koncích kompletně splynuly. Jejich délka je asi poloviční vůči předcházejícím elementům. Distální tarzale 3 se rozrůstá až téměř k metatarzale I. V ojedinělém případě bylo viditelné připojení drobného kulovitého elementu na jeho laterálním konci - pravděpodobně pozůstatek distálního tarzale 1. Jediný distální tarzální element lze tedy označit za distální tarzale 3-2-1. Element Y je tvořen dvěma částmi – k relativně velké ventrální se přidává drobná dorzální. Distálně na ně navazuje první element prehalluxu. Na pět plně vyvinutých metatarzálií se napojuje téměř kompletní falangeální série (terminální falangy se teprve dotvářejí). U většiny exemplářů byl patrný mediánní počátek osifikace většiny končetinových struktur.



Obr. 66: *Rana temporaria* – st. 56, pravá zadní končetina, dorzálně

Stádium 57

Končetina se velmi přibližuje své finální podobě. Femur je dlouhý štíhlý a téměř zosifikovaný. Tibiofibula je kompletně splynulá, mezi jednotlivými kostmi zůstává pouze mediánní rýha. Délkou přibližně odpovídá femuru a taktéž její osifikace přesáhla dvě třetiny. Jediným elementem distální části tarzu zůstalo štíhlé, oválné distální tarzale 3-2-1.



Obr. 67: *Rana temporaria* – st. 57, levá zadní končetina, dorzolaterální pohled

Element Y kompletně splynul v jediný

srdčitý útvar, který směřuje dorzoventrálně napříč tarzem. Navazují na něj dvě části prehallaxu – proximální je středně velká a oválná, distální element je zatím drobný, drápkovitý. Osifikace terminální oblasti končetiny dosáhla k posledním falangům.

Stádia 60 až 66

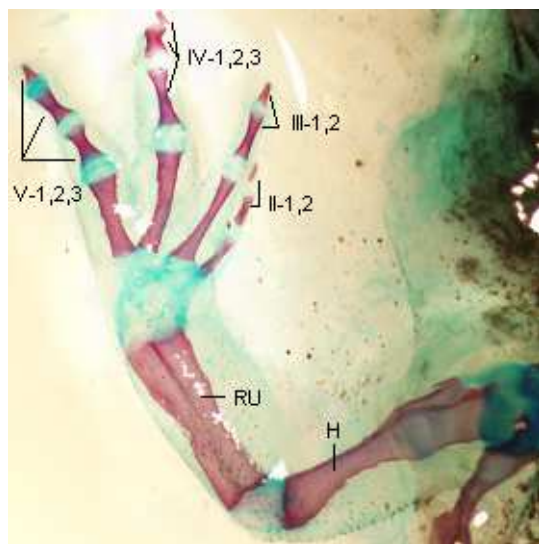
Dokončuje se osifikace končetiny. U žádného ze sledovaných exemplářů ovšem nedošlo k osifikaci distální části tarzu. Jedinou výraznější změnou je postupně zvětšení a splynutí elementů prehallaxu v jediný kladivovitý útvar (viz. kapitola 3.6.3).

3. 7. *Polypedates leucomystax*

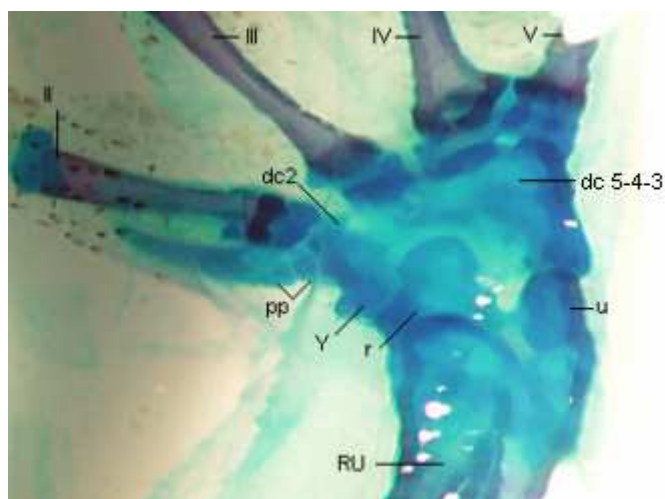
3. 7. 1. Morfologie přední končetiny – adult

Humerus je relativně krátký a mírně esovitě zahnutý. Radioulna je plně splynulá, s výraznou mediální rýhou. Její délka odpovídá přibližně třem čtvrtinám délky předcházejícího elementu. Ulnare je středně velké, miskovitého tvaru a z laterální strany obkružuje zápěstí. Přibližně stejně velké je i trojúhelníkovité radiale, které leží na mediální straně zápěstí. Dominantním elementem je distální carpale 5-4-3 nepravidelného tvaru, které proximálně navazuje na ulnare i radiale a distálně pak na tři metacarpalia (III až V). Mediálně od něj leží samostatné drobné, oválné distální carpale 2. Na radiale tvarově navazuje středně velký dvoulaločný element Y. Distálně od něj leží dva elementy prepollexu – proximální je menší a oválný, distální se drápkovitě prodlužuje a svou velikostí dosahuje téměř dvou třetin metacarpale II.

Terminální část končetiny tvoří čtyři metacarpalia a kompletní falangeální série v počtu 2-2-3-3 článků. Terminální falangy jsou rozšířené do tvaru písmene T (tvoří podporu pro paličkovité zakončení prstů). Prsty jsou středně dlouhé. Kromě zápěstí je celá končetina kompletně osifikovaná.



Obr. 68: *Polypedates leucomystax* – adult, levá přední končetina, dorzálně



Obr. 69: *Polypedates leucomystax* – adult, detail karpu pravé přední končetiny, dorzální pohled

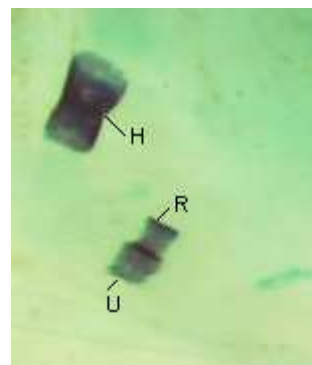
3. 7. 2. Morfogeneze přední končetiny

Stádia 51 až 53

Nebyla pozorována chrupavčitá výztuha končetiny.

Stádium 54

Vzhledem k nedostatečné kvalitě a množství materiálu, nebylo možno sledovat chrupavčitou výztuhu končetiny. Viditelné byly pouze mediánní počátky osifikace humeru, ulny a radia. Humerus pravděpodobně je již relativně dlouhý a silný. Ulna a radius jsou oddělené a štíhlejší než předchozí element.

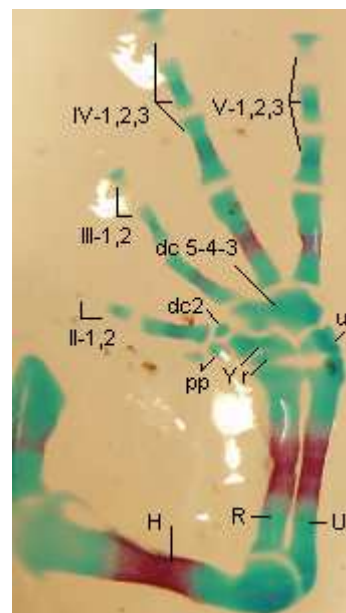


Obr. 70: *Polypedates leucomystax* – st. 54, osifikační počátky pravé přední končetiny, dorzolaterální pohled

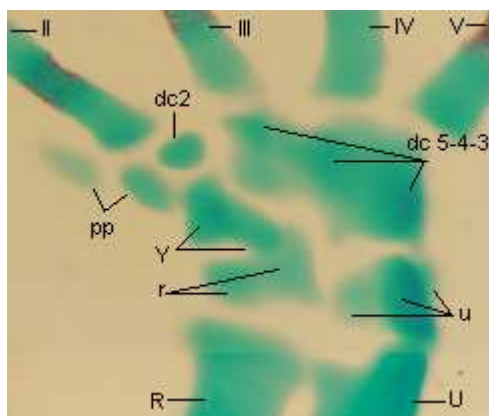
Stádium 55

Viditelné všechny elementy končetiny. Humerus je dlouhý, štíhlý a v mediánní třetině osifikuje. Ulna i radius jsou téměř tak dlouhé jako humerus a jsou spojené kloubními hlavicemi. Taktéž u nich dochází v mediánní třetině k osifikaci.

Ulnare je středně velké. Centrální část je oválná a mírně miskovitě se stáčí na ventrální stranu. Mediálně a distolaterálně se k němu připojují další dvě chondrifikace. Společně dotvářejí trojúhelníkovitý tvar elementu. Radiale je přibližně stejně velké jako ulnare a mohlo být původně tvořeno dvěma elementy. Dorzolaterálně se stáčí do tvaru písmene L, ale lze také



Obr. 71: *Polypedates leucomystax* – st. 55, pravá přední končetina, dorzálně



Obr. 72: *Polypedates leucomystax* – st. 55, detail karpu pravé přední končetiny z dorzálního pohledu

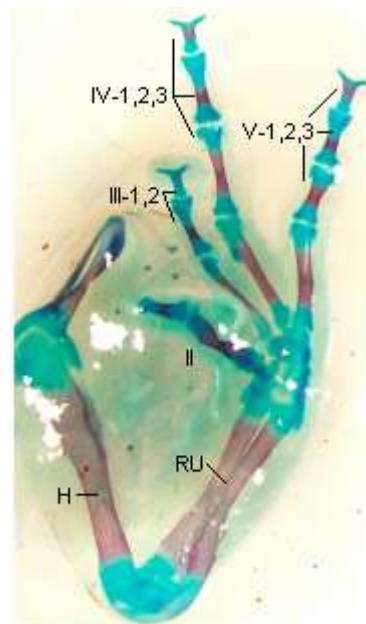
pozorovat jeho rozrůstání mediálním směrem. Dominantním elementem zápěstí je veliké distální

carpale 5-4-3, nepravidelného tvaru. Po jednotlivých součástech zůstaly tři oválné hrboly na ventrální straně karpu. Distální carpalia 5 a 4 jsou plně splynulá, naopak distální carpale 3 se k nim připojuje pomocí pruhu chrupavčité hmoty. Dalším elementem je samostatné menší distální carpale 2.

Na radiale navazuje středně velký dvoulaločnatý element Y, který je tvořen dvěma mediálně splynulými, oválnými útvary. Distálně od elementu Y leží dva štíhlé, oválné elementy prepollexu. Terminální část končetiny tvoří čtyři metacarpalia, která mediálně začínají osifikovat. Falangeální série je téměř kompletní. Terminální falangy se teprve dotvářejí, ale již mají svůj typický rozšířený tvar. Na prvních falangech čtvrtého a pátého prstu je viditelný počátek osifikace.

Stádium 56

Humerus se mírně prodlužuje a esovitě stáčí. Kromě kloubních hlavic, je kompletně osifikovaný. Radioulna je téměř splynulá, mezi oběma elementy zůstává na distálním konci pouze úzká mediální mezírka. Délka radioulny dosahuje téměř stejné délky jako u humeru. Humerus i radioulna jsou plně osifikované. Jednotlivé karpální elementy si upevňují tvar a nabývají svou finální podobu. Na ulnare i distálním carpale 5-4-3 jsou výrazně vyvinuty ventrální hřebeny, které dohromady vyztužují laterální stranu zápěstí. Radiale plně splynulo v jediný útvar, značně se rozšířilo směrem k ulnare a nabylo tím svůj typický tvar. Stejně tak element Y splynul v jediný dvoulaločnatý útvar. Distální element prepollexu se výrazně prodlužuje – je štíhlý a oválný. Metacarpalia jsou plně osifikovaná a na všech falangech osifikace začala.



Obr. 73: *Polypedates leucomystax* – st. 56, pravá přední končetina, dorzálně

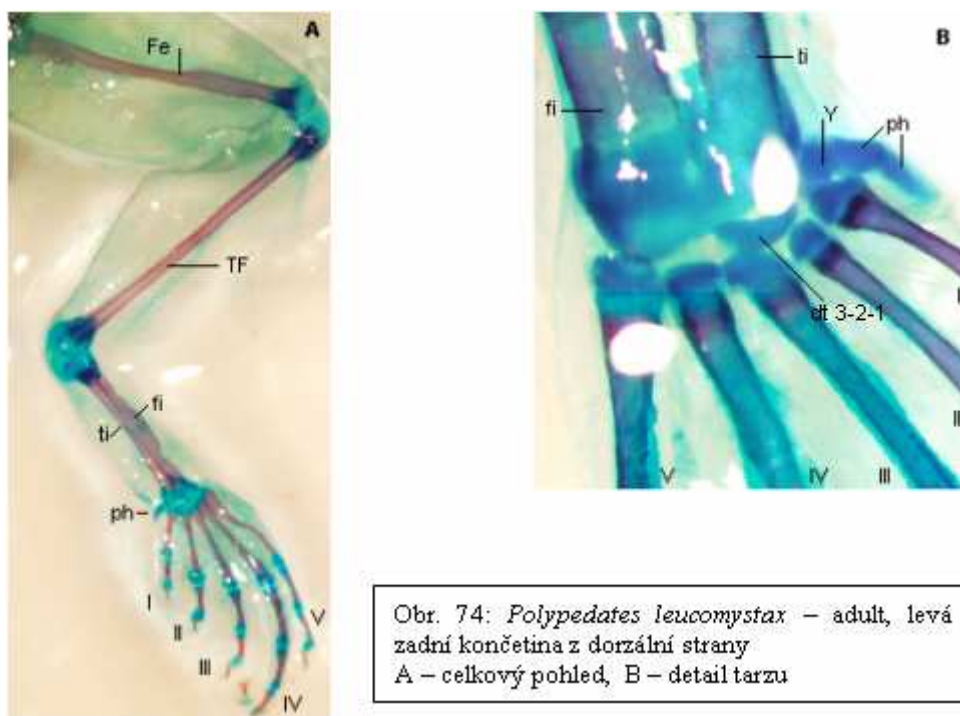
Stádia 57 až 66

Dokončuje se stavba končetiny (viz. kapitola 3.7.1). Radioulna kompletně splývá a osifikace dosahuje svého maxima.

3. 7. 3. Morfologie zadní končetiny – adult

Femur je dlouhý, velmi štíhlý a téměř rovný. Tibiofibula je kompletně splynulá (mediální rýha je patrná hlavně v distální části), rovná a svou délkou mírně přesahuje femur. Tibiale a fibulare jsou dlouhé asi jako polovina tibiofibuly, rovné a velmi štíhlé (fibulare je mírně silnější). Vzájemně jsou na obou koncích spojeny kloubními hlavicemi. Distální část tarzu tvoří jediný oválný až miskovitý element – distální tarzale 3-2-1. Mediální stranu tarzu obkružuje velký srdčitý element Y, na který navazují dva oválné elementy prehallaxu.

Terminální část končetiny tvoří pět metatarzálií a kompletní falangeální série v počtu 2-2-3-4-3 článků. Poslední články jsou plošně rozšířené a tvoří úpon pro paličkovité zakončení prstů. Samotné prsty jsou relativně krátké. Kromě distální části tarzu je končetina kompletně osifikovaná.



Obr. 74: *Polypedates leucomystax* – adult, levá zadní končetina z dorzální strany
A – celkový pohled, B – detail tarzu

3. 7. 4. Morfogeneze zadní končetiny

Stádium 51

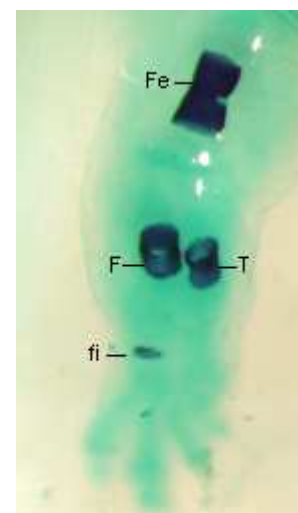
Nebyla pozorována chrupavčitá výztuha končetiny.

Stádium 53

Viditelné slabé tyčkovité chondrifikace odpovídající základům femuru, tibie, fibuly a fibulare.

Stádium 54

Vzhledem k nedostatečné kvalitě materiálu nebylo možno sledovat chrupavčitou výztuhu končetiny. Viditelné byly pouze trubicovité počátky osifikace femuru, tibie a fibuly. Z nich je patrné, že femur je pravděpodobně relativně dlouhý a silný, zatímco tibia a fibula jsou výrazně štíhlejší (tibia je z těchto elementů nejslabší). Taktéž je viditelný prstencovitý počátek osifikace fibulare.

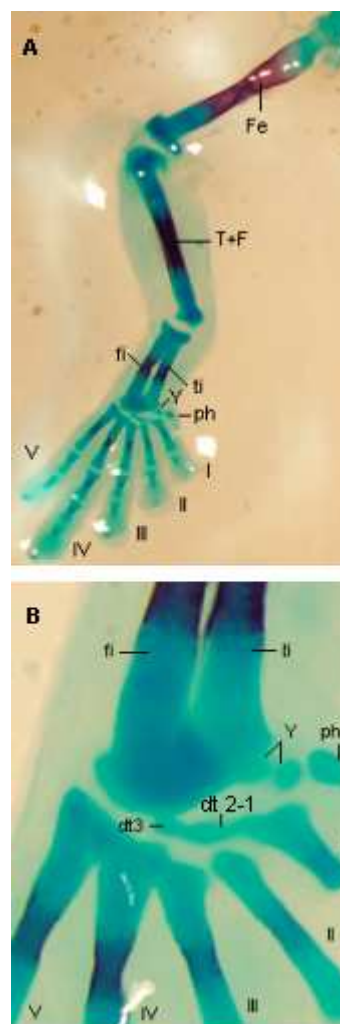


Obr. 75: *Polypedates leucomystax* – st. 54, osifikační centra pravé zadní končetiny, dorzální pohled

Stádium 55

Femur je dlouhý, štíhlý a téměř rovný. Tibia a fibula jsou spojené kloubními hlavicemi a dosahují přibližně čtyř pětiny délky femuru. Fibula je silnější než tibia. Všechny tři elementy v centrální části osifikují. Distálně na ně navazují přibližně poloviční tibiale a fibulare, které jsou rovné, štíhlé a na obou koncích spojené kloubními hlavicemi. Také u nich je viditelný počátek osifikace.

Výztuhu distální části tarzu tvoří dva chrupavčité pruhy hmoty, které procházejí dorzoventrálně napříč tarzem. Jedná se o distální tarzale 3 sahající od metatarzale III k metatarzale II a distální tarzale 2-1, které se táhne od metatarzale II až k metatarzale I. Oba distální elementy se vzájemně mediálně dotýkají. Dále jsou zde vidět dvě kulovité chondrifikace budoucího jednolitého elementu Y. Distálně od nich leží větší oválný element prehalluxu. Terminální část končetiny tvoří pět metatarzálií a téměř kompletní falangeální série (poslední falangy se teprve dotvářejí). U metatarzálií III až V je viditelný počátek osifikace.

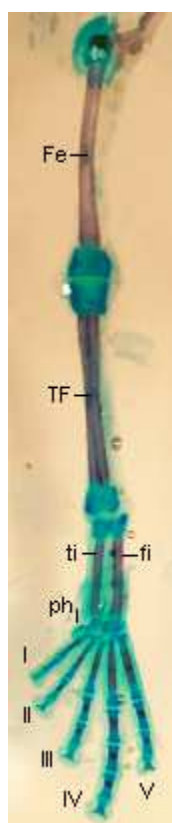


Obr. 76: *Polypedates leucomystax* – st. 55, pravá zadní končetina z dorzální strany
A - celkový pohled, B - detail tarzu

Stádium 56

Femur se prodlužuje a zeštíhluje. Tibiofibula je kompletně splynulá, s výraznou mediální rýhou. Svou délkou odpovídá předchozímu elementu. Taktéž tibiale s fibulare se prodlužují a udržují si délku přibližně poloviny tibiofibuly. Jsou rovné a štíhlé – fibulare je silnější než tibiale.

Distální část tarzu tvoří jediný štíhlý, oválný element – distální tarzale 3-2-1, které prochází ventrálně a zasahuje od metatarzale III až téměř k metatarzale I. Element Y splynul v jediný středně velký srdčitý útvar, na který navazují dva kuželovité elementy prehalluxu. Terminální část je kompletně vyvinutá. Končetina je až k metatarzáliím kompletně osifikovaná. Osifikace taktéž začala téměř na všech falangech. Distální část tarzu ovšem zůstává chrupavčitá.



Obr. 77: *Polypedates leucomystax* – st. 56, levá zadní končetina, dorzální pohled

Stádium 57

Dokončuje se stavba končetiny a jednotlivé elementy získávají svou finální podobu (viz. kapitola 3.7.3). Osifikace se, kromě distální části tarzu, dokončila na všech elementech končetiny.

4. Shrnutí výsledků

Tabulka 3 – Ontogeneze přední končetiny

Stádium	Viditelné elementy přední končetiny		
	Discoglossidae	Bombinatoridae	Pipidae
	<i>Discoglossus pictus</i>	<i>Bombina bombina</i> + <i>Bombina variegata</i>	<i>Xenopus laevis</i>
52	Bez výztuhy / H	Bez výztuhy / H	Bez výztuhy
52/53	H, U, R, u	—	—
53	H, U, R, u, r, dc5, dc4, Y, IV	H, U, R, u	Bez výztuhy / H
53/54	—	—	—
54	H, U, R, u, r, dc5, dc4, dc3, Y, III, IV, V, IV-1	H, U, R, u, r, dc5, dc4, IV, III	H, U, R, u
55	H, U, R, u+u, r, dc5, dc4, dc3, dc2, Y, Y, pp, III, IV, V, IV-1	H, U, R, u+u, r, dc5, dc4, dc3, Y, Y, II - V, 0-1-2-1	H, U, R, u, r, dc5+dc5, dc4, dc3, Y, III, IV, V
55/56	—	—	—
56	H, U+R, u, r, dc5, dc4, dc3, dc2, Y, pp, pp2, II, III, IV, V, 1-2-3-3	H, U+R, u, r, dc5, dc4, dc3, dc2, Y, pp, II, III, IV, V, 2-2-3-3	—
57	H, UR, u, r, dc5, dc4, dc3, dc2, Y, pp, pp2, II - V, 2-2-3-3	H, U+R, u, r, dc5, dc4, dc3, dc2, Y, pp, pp2, II - V, 2-2-3-3	H, U+R, u+u, r, dc5+dc5, dc4, dc3, dc2, Y, pp, II, III, IV, V, 2-2-3-3
58	—	H, UR, u, r, dc5, dc4, dc3, dc2, Y, pp, pp2, pp3, II - V, 2-2-3-3	H, UR, u, r, Y, pp, dc5, dc4, dc3, dc2, II - V, 2-2-3-3
65	Viz st. 57	Viz st. 58	Viz st. 58
Adult	Viz st. 57	H, UR, u, r, dc5, dc4, dc3, dc2, Y, pp, pp2, pp3, II - V, 2-2-3-3	—

Viditelné elementy přední končetiny				
Stádium	Pelobatidae	Bufonidae	Ranidae	Rhacophoridae
	<i>Pelobates fuscus</i>	<i>Bufo bufo</i>	<i>Rana temporaria</i> + <i>R. dalmatina</i>	<i>Polypedates leucomystax</i>
52	Bez výztuhy	Bez výztuhy	Bez výztuhy	Bez výztuhy
52/53	H, U, R	—	—	—
53	H, U, R, u+u, r+r+r, dc5+dc5, dc4, IV, V	—	Bez výztuhy / H, U, R	Bez výztuhy
53/54	H, U, R, u+u, r+rr, dc5, dc4, dc3, Y III, IV, V	—	Viz st.53	—
54	H, U, R, u+u, r+r, dc5, dc4, dc3+dc3, Y+Y, II - V, IV-1, V-1	nekvalitní	H, U, R, u+u, r+r, dc5-4, Y, IV	H, U, R
55	H, U+R, u+u, r, dc5, dc4+dc4, dc3+dc3,dc2, Y+Y, pp, II-V, 1-2-3-2	H, U+R, u+u, r, ?, dc5-4, dc3, Y III - V, IV-1, V-1	H, U, R , u+u+u+u, r, Y+Y, pp, dc2, dc3, dc5-4, II - V, IV-1	H, U, +R , u+u+u, r+r, dc5-4+3 dc2, Y+Y, pp, pp2, II-V, IV-1,V-1
55/56	—	—	H, U+R , u, r, Y, pp, pp2, dc5-4+dc3, dc2, II - V, 1-1-2-2	—
56	H, U-R, u, r, Y, dc5, dc4, dc3, dc2, Pp, pp2, II - V, 2-2-3-3	H, ?+U+R, u, r, Y, pp, dc5-4+3, dc2, II - V, 2233	H, UR , u, r, dc5-4-3, dc2, Y, pp, pp2, II - V, 2-2-3-3	H, UR , u, r, dc5-4-3, dc2, Y, pp, pp2, II - V, 2233
57	H, UR, u, r, Y, dc5, dc4, dc3, dc2, pp, pp2, II - V, 2-2-3-3	H , ?+UR, u, r, Y, pp, pp2, dc5-4-3 dc2, II - V, 2233	Viz st. 56	Viz. 56
58	Viz. 57	H, UR , u, r, Y, pp, pp2, dc5-4-3, dc2, II, III-V, IV-1	—	—
65	H, UR , u, r, Y, dc54, dc3, dc2, pp, pp2, II - V, 2-2-3-3	H, UR , u, r, Y, pp, pp2, dc5-4-3, dc2, II - V, 2233	Viz st. 56	Viz st. 56
Adult	—	—	—	Viz st. 56

Tabulka 4 – Ontogeneze zadní končetiny

Stádium	Viditelné elementy zadní končetiny			Pipidae
	Discoglossidae	Bombinatoridae		
	<i>Discoglossus pictus</i>	<i>Bombina variegata</i> + <i>Bombina bombina</i>		<i>Xenopus laevis</i>
52	Bez výztuhy / Fe	Bez výztuhy / Fe	Bez výztuhy	
52/53	Fe, T, F	—	—	
53	Fe, T, F, ti, fi, ?, dt3, dt2, III, II	Fe, T, F, fi	Fe, T, F, fi	
53/54	—	—	—	
54	Fe, T, F, ti+ fi+?, dt3, dt2, Y, II - V, III-1, IV-1,2, V-1	Fe, T, F, ti, fi, dt3, IV, III	Fe, T, F, ti, fi+?, dt3, III, IV	
55	Fe, T+F, ti+fi, dt3, dt2, dt1, Y+Y, ph, I - V, 0-1-2-3-1	Fe, T, F, ti+fi, dt3, dt2, Y, I - V, 1-1-2-2-1	Fe, T, F, ti, fi, dt3, dt2, Y+Y, I - V, IV-1	
55/56	—	—	—	
56	Fe, T+F, ti+fi, dt3, dt2, dt1, Y, ph, I, II, III, IV, V, 2-2-3-4-3	Fe, T-F, ti+fi, dt3, dt2+dt2, Y, ph, I, II, III, IV, V, 2-2-3-4-3	—	
57	Fe, TF, ti+fi, dt3, dt2, dt1, Y, ph, ph2, I - V, 2-2-3-4-3	Fe, TF, ti+fi, dt3, dt2+dt2, dt1, Y, ph, ph2, I - V, 2-2-3-4-3	Fe, T+F, ti+fi, dt3, dt2, Y, ph, ph2, I - V, 2-2-3-4-3	
58	—	Fe, TF, ti+fi, dt3, dt2, dt1, Y, ph, ph2, I - V, 2-2-3-4-3	Fe, TF, ti+fi, dt3, dt2, Y, ph, ph2, I - V, 2-2-3-4-3	
65	Viz st. 57	Viz st. 58	Viz st. 58	
Adult	Viz st. 57	Viz st. 58	—	

Viditeľné elementy zadní končtiny				
Stádium	Pelobatidae	Bufonidae	Ranidae	Rhacophoridae
	<i>Pelobates fuscus</i>	<i>Bufo bufo</i>	<i>Rana temporaria</i> + <i>R. dalmatina</i>	<i>Polypedates leucomystax</i>
52	Bez výztuhy	Bez výztuhy	Bez výztuhy	Bez výztuhy
52/53	Fe, T, F, fi, ti, III	—	—	Bez výztuhy
53	Fe, T, F, ti, fi, III, IV, V, dt3	—	Bez výztuhy / Fe, T, F	Fe, T, F, fi
53/54	Fe, T+F, ti, fi, dt3, Y, III, IV, V, IV-1	—	Viz st. 53	—
54	Fe, T+F, ti+fi, dt3, Y+Y, I - V, III-1, IV-1,2, V-1	nekvalitní	Fe, T, F, ti, fi, III, IV	Fe, T, F, fi (materiál nekvalitní)
54/55	Fe, T+F, ti+fi, dt3, dt2, Y, ph, ph2, I - V, III-1, IV-1,2, V-1	—	—	—
55	Fe, T+F, ti+fi, dt3, dt2, dt1, Y, ph, ph2, I - V, 2-2-3-4-3	Fe, T+F, ti+fi, dt3+2, dt1, Y, ph, I - V, 1-1-2-3-2	Fe, T, F, ti+fi, dt3, Y, II - V, IV-1, V-1	Fe, T+F, ti+fi , dt3, dt2-1, Y+Y, ph., I, II, III-V , 2-2-3-4-3
56	Fe, TF, ti+fi, dt3, dt2, dt1, Y, ph, ph2, I - V, 2-2-3-4-3	Fe, T+F, ti+fi, dt3-2, dt1, Y, ph, I - V, 2-2-3-4-3	Fe, T+F, ti+fi , dt3-2+1, Y+Y, ph, I - V, 2-2-3-4-3	Fe, TF, ti+fi , dt3-2-1, Y, ph, ph2 I - V, 2-2-3-4-3
57	Viz st. 56	Fe, TF, ti+fi , dt3-2, dt1, Y, ph, ph2, I - V, 2-2-3-4-3	Fe, TF, ti+fi , dt3-2-1, Y, ph, ph2, I - V, 2-2-3-4-3	Fe, TF, ti+fi , dt3-2-1, Y, ph, ph2 I - V, 2-2-3-4-3
58	Viz st. 56	Fe, TF, ti+fi , dt3-2, dt1, Y, ph, ph2, I, II, III - V, IV-1 ,	—	—
65	Fe, TF, ti+fi , dt3, dt2, Y, ph, ph2, I - V, 2-2-3-4-3	Fe, TF, t+-fi , dt3-2, dt1, Y, ph, ph2, I - V, 2-2-3-4-3	Fe, TF, ti+fi , dt3-2-1, Y, ph, I - V, 2-2-3-4-3	Viz st. 57
Adult	—	—	—	Viz st. 57

5. Diskuze

5. 1. Přední končetina

Ontogenetický vývoj elementů přední končetiny se shoduje s výsledky, které publikovali Shubin a Alberch (1986). Jednotlivé elementy se zakládají v proximodistálním směru, v distální části vznikají ze dvou paralelních směrů. První navazuje na radius a pokračuje přes radiale a element Y až k prepollexu. Druhý směr míří od ulny, přes ulnare k distálním carpáliím. Zároveň dává vznik celému prstovému oblouku.

5. 1. 1. Proximální část končetiny

Proximální element přední končetiny, humerus, je u většiny druhů relativně dlouhý a mírně esovitě zahnutý. V případě rodu *Rana* je výrazně štíhlý. Oproti tomu u druhů *Pelobates fuscus* a *Polypedates leucomystax* je humerus poměrně krátký, ale také výrazně zakřivený.

Na humerus navazuje kompletně splynulá radioulna, která u druhů *Discoglossus pictus*, *Bufo bufo* a zástupců rodů *Bombina* a *Rana* dosahuje délky asi dvou třetin předchozího elementu. Většinou je v její mediální části patrná výrazná rýha. Pouze u sledovaných zástupců rodu *Rana* je tato rýha téměř neznatelná. V případě druhu *Xenopus laevis* je radioulna téměř stejně dlouhá jako humerus. Tento element je nejkratší u zástupců druhů *P. fuscus* a *P. leucomystax*, kdy dosahuje asi tří čtvrtin již krátkého humeru. V případě *P. fuscus* je mediální rýha opět téměř neznatelná.

U některých exemplářů *D. pictus*, *P. fuscus* a rodu *Bombina* se humerus zakládá již v pozdním stádiu 52 v podobě drobného chrupavčitého základu. Ve stádiu 53 je u *X. laevis* a rodů *Bombina* a *Rana* tyčkovitý. V následující fázi je relativně dlouhý a silný. U *D. pictus* a *P. fuscus* nabývá této podoby již ve stádiu 53. V průběhu ontogeneze se humerus postupně prodlužuje a zeštíhluje. Ve finále, kolem stádia 57, má mírně esovitý tvar.

Ulna a radius vznikají jako dva samostatné elementy, které v průběhu ontogeneze sekundárně splývají. Nejdříve viditelné, již v pozdním stádiu 52, jsou u druhů *D. pictus* a *P. fuscus*, kdy mají podobu štíhlých tyčkovitých elementů. Ve stádiu 53 ulna dosahuje délky asi třetiny humeru, radius je výrazně kratší. Oproti tomu se v případě *X. laevis* a rodů *Bombina* a *Rana* ve stádiu 53 vyskytuje ulna a radius stále v podobě tyčkovitých základů, které se

rozzrůstají až ve stádiu 54. Růst těchto elementů pokračuje pomalejším tempem než u humeru a vzájemný poměr ulny k humeru se ustálí kolem stádia 55. Dále až do stádia 57 pokračuje růst, kdy radius postupně dosahuje délky ulny, ale jejich poměr vůči humeru zůstává víceméně nezměněn.

Splývání ulny a radia začíná postupným zmenšováním vzájemné vzdálenosti. Nejdříve splývají kloubní hlavice, k čemuž dochází mezi stádii 55 (*B. bufo*, *P. fuscus*, *P. leucomystax*, *Rana*), 56 (*D. pictus*, *Bombina*) a 57 (*X. laevis*). V dalších fázích nastává samotná fúze, která postupuje od proximálního konce k distálnímu. Tento proces bývá završen přibližně ve stádiu 58, kdy mezi elementy zůstává pouze výrazná rýha. V případě druhu *P. leucomystax* a zástupců rodu *Rana* byl tento proces výrazně urychlen, k dokončení fúze došlo již ve stádiu 56.

Ojedinělý způsob vzniku kloubní hlavice ulny byl pozorován u druhu *B. bufo*. Ve stádiu 55 se mezi ulnou a ulnare objevuje středně velký, kulovitý útvar. V další fázi se tento element napojuje na kloubní hlavici ulny. A ve stádiu 57 již slouží jako pomocné kloubení s ulnare. V další fázi se postupně více zanořuje a před dokončením metamorfózy již není patrný dvojí původ distální části ulny.

5. 1. 2. Karpální oblast

Způsob zakládání elementů zápěstí vykazuje značnou variabilitu. Nápadným trendem je redukce jejich počtu vzájemným splýváním (Shubin a Alberch, 1986; Fabrezi, 1993). Podle finální stavby karpu lze sledované druhy rozdělit do tří skupin:

Tabulka 5 – Stavba zápěstí

	Elementy zápěstí	Sledované druhy
1	u, r, dc5, dc4, dc3, dc2, Y, prepollex	<i>D. pictus</i> , <i>B. bombina</i> , <i>B. variegata</i> , <i>X. laevis</i>
2	u, r, dc5-4, dc3, dc2, Y, pp, pp2	<i>Pelobates fuscus</i>
3	u, r, dc5-4-3, dc2, Y, pp, pp2	<i>B. bufo</i> , <i>R. temporaria</i> , <i>R. dalmatina</i> , <i>P. leucomystax</i>

Ačkoli je v rámci výše uvedených skupin shodná finální stavba zápěstí, došlo k tomuto stavu odlišným ontogenetickým vývojem.

5. 1. 2. 1. Stavba karpu – u, r, dc5, dc4, dc3, dc2, Y, prepollex

Původní typ zápěstí se skládá z ulnare, radiale, čtyř oddělených distálních carpálií, elementu Y a dvou článků prepollexu. V mé studii tento typ reprezentují druhy *D. pictus*, *X. laevis* a zástupci rodu *Bombina*. Tento vzorec byl popisován, kromě výše uvedených čeledí Discoglossidae (Pugener a Maglia, 1997), Bombinatoridae (Maglia a Pugener, 1998; Sedláčková, 1999) a Pipidae (Trueb a Hanken, 1992; Fabrezi a Barg, 2001), také u zástupců čeledi Pelobatidae (Hall a Larsen, 1998; Banbury a Maglia, 2006), Eleutherodactylidae (Hanken a kol., 2001) a Leiopelmatidae (Stephenson, 1960). Trueb a kol. (2000) nabízí ve své práci zajímavou alternativu na stavbu zápěstí u čeledi Pipidae. V karpální oblasti druhu *Pipa pipa* popisovaly splývání ulnare s distálním carpale 5 a fúzi elementu Y s distálním carpale 2.

Prvním elementem zápěstí je ulnare. Zakládá se v podobě drobného, chrupavčitého elementu, který se nachází distálně od základu ulny. Tento vzorec je nejdříve viditelný u druhu *D. pictus* a to již v pozdním stádiu 52. V případě rodu *Bombina* se u některých exemplářů ulnare objevuje až ve stádiu 53. U druhu *X. laevis* dokonce až ve stádiu 54. V následující fázi, mezi stádii 53 (*D. pictus*) a 54 (*Bombina*), se mediálně objevuje druhý element. Původní útvar, ležící na dorzální straně zápěstí, se v průběhu ontogeneze výrazně rozrůstá a ve stádiu 55 oba elementy splývají. Od stádia 56 již není patrný dvojí původ ulnare. V případě druhu *X. laevis* byla přítomnost druhého elementu ulnare zaznamenána pouze na krátký časový úsek - v průběhu stádia 57, kdy oba elementy nebyly ještě plně splynulé. Dá se předpokládat, že i zde došlo k podobnému vývoji, ovšem ve fázi předcházející chondrifikaci.

Radiale se zakládá v těsné návaznosti na předešlý element. U *D. pictus* ho ve stádiu 53 tvoří dva kulovité útvary ležící dorzoventrálně nad sebou, které již v následující fázi plně splývají. Rozdílný vývoj byl pozorován u rodu *Bombina*, kdy se radiale objevuje ve stádiu 54 a připojení dalšího útvaru nebylo pozorováno. V případě druhu *X. laevis* byl tento element viditelný až ve stádiu 55 a v některých případech byl v jeho návaznosti pozorován pruh tkáně mířící ventrálně.

Distální carpale 5 se zakládá distálně od ulnare a to mezi stádii 53 (*D. pictus*), 54 (*Bombina*) a 55 (*X. laevis*). V případě prvních dvou jmenovaných zástupců se tento element zakládá v podobě drobné kulovité chondrifikace, která se v průběhu ontogeneze zvětšuje a stává se dominantním elementem zápěstí. Oproti tomu u druhu *X. laevis* vzniká

distální carpale 5 ze dvou původně oddělených chondrifikací, které ve stádiu 57 splývají v jediný útvar. Současně s předchozím útvarem se mediálně zakládá také distální carpale 4. V průběhu vývoje se mírně zvětšuje. V konečné podobě má srdčitý tvar a prochází dorzoventrálně napříč zápěstím. Distální carpale 3 je prvně viditelné ve stádiu 54 (*D. pictus*), resp. 55 (*Bombina*, *X. laevis*), jako drobná chondrifikace ležící mediálně od předchozích útvarů. V případě druhu *D. pictus* a zástupců rodu *Bombina* dochází v pozdějších fázích k jeho mírné expanzi ventrálním směrem.

Posledním karpálním elementem, který se zakládá z proudu navazujícího na ulnare, je distální carpale 2. Tento element je viditelný u *D. pictus* od stádia 55, kdežto u zbývajících druhů se objevuje až o stádium později. Po celou dobu zůstává drobné, kulovité, případně se může mírně miskovitě protáhnout.

Na radiale distálně navazuje element Y. Tento útvar je poprvé viditelný u druhu *D. pictus* ve stádiu 53, ale ve stádiu 55 se k němu připojuje další kulovitý útvar. Oba elementy v následující fázi kompletně splývají. Stejně tak v případě zástupců rodu *Bombina* vzniká element Y ze dvou samostatných chondrifikací. Obě se objevují ve stádiu 55, přičemž dorzální element je výrazně mohutnější. K jejich fúzi dochází ve stejném časovém období jako u *D. pictus*, tj. ve stádiu 56. U druhu *X. laevis* byl element Y viditelný také od stádia 55 a ve stádiu 57 již byl relativně velký, srdčitý. Vzhledem k absenci mezistádia se nedá rozhodnout, zda se na jeho vzniku podílel i další útvar.

Jako poslední se v karpální oblasti vyvíjí prstovitý výběžek, prepollex. V případě druhu *X. laevis* je tvořen jediným drápkovitým elementem. U *D. pictus* ho tvoří dva oválné elementy a v případě zástupců rodu *Bombina* byly pozorovány elementy dokonce tři. Proximální element vzniká mezi stádii 55 (*D. pictus*), 56 (*Bombina*) až 57 (*X. laevis*). Pokud se vyskytuje distální element prepollexu, zakládá se o stádium později. Třetí element prepollexu se u rodu *Bombina* objevuje až ve stádiu 58 a po celou dobu zůstává v podobě drobného kulovitého útvaru.

5. 1. 2. 2. Stavba karpu – u, r, dc5-4, dc3, dc2, Y, pp, pp2

Modifikaci výchozího stavu jsem pozorovala u druhu *P. fuscus*. Poprvé zde byla viditelná fúze distálních elementů zápěstí, konkrétně distálního carpale 5 s distálním carpale 4. Tento vzorec jsem nezaznamenala v žádné jiné práci. Oproti mému pozorování popisují autoři při studiu stejné čeledi (např. Hall a Larsen, 1998; Banbury a Maglia 2006) přítomnost tří oddělených distálních carpálií. Dle mého pozorování se tento výchozí stav vyskytuje

po většinu ontogenetického vývoje a k fúzi obou elementů dochází až těsně před metamorfozou. Tento jev mohl vzniknout jako důsledek kompaktnosti a úzké návaznosti jednotlivých elementů zápěstí.

Oproti výše zmiňovaným druhům, se u *P. fuscus* většina elementů zápěstí zakládá již ve stádiu 53. Taktéž byl pozorován vznik většiny elementů z několika původně oddělených chondrifikací. Důsledkem tohoto procesu je výrazná plasticita těchto útvarů.

Shodně s předchozím popisem vzniká ulnare ze dvou základů a finální podobu nabývá ve stádiu 56. Výraznou změnou prochází radiale, které se nejprve objevuje v podobě tří kulovitých útvarů, které až ve stádiu 55 dávají vznik jedinému karpálnímu elementu. Stejně jako u druhu *X. laevis*, i zde distální carpale 5 splývá ze dvou chondrifikací. Tento proces je ovšem dokončen již ve stádiu 55. Novinkou je dvojí původ i v případě distálních carpálií 4 a 3. Zatímco u distálního carpale 3 byly v ontogenezi jasně odlišitelné oba původní elementy, k distálnímu carpale 4 se ventrální element napojuje pravděpodobně ještě před fází chondrifikace. Stejně jako u výše uvedených druhů, vzniká element Y ze dvou útvarů, které splývají ve stádiu 56.

Posledními elementy zápěstí jsou dva články prepollexu - proximální vzniká ve stádiu 55 a o stádium později se objevuje i distální článek.

5. 1. 2. 3. Stavba karpu – u, r, dc5-4-3, dc2, Y, pp, pp2

Nejedvozenější vzorec karpální oblasti je charakteristický přítomností velkého, plně splynulého distálního carpale 5-4-3. Tento znak jsem pozorovala u druhů *B. bufo*, *R. temporaria*, *R. dalmatina* a *P. leucomystax*. Shodně se mnou tento jev popisovali u čeledi Ranidae i Gaupp (1896) a Haas (1999), dále pak Wild (1997) a Guayasamin (2004) u čeledi Leptodactylidae a Maglia a kol. (2007) u čeledi Hylidae. Fabrezi a Barg (2001) seznam rozšířily, mimo jiné, i o zástupce čeledí Microhylidae a Pseudidae.

Ulnare pochází u druhu *B. bufo* ze dvou chondrifikací, které ve stádiu 56 splývají. Jinak vypadá situace u sledovaných zástupců rodu *Rana*. Zde se ulnare zakládá ve stádiu 54 ze dvou elementů. V následujícím stádiu tyto útvary dorzoventrálně splývají. V tuto dobu jsou po jeho stranách viditelné další dvě drobné chondrifikace, které ho pomáhají dotvářet. Pravděpodobně má tedy ulnare u rodu *Rana* původ ve čtyřech elementech. Velmi podobně

vypadá situace ve stádiu 55 i u druhu *P. leucomystax*. Vzhledem k absenci pozorování předcházejících stádií, nemohu rozhodnout, z kolika chondrifikací element vznikl.

Druhý proximální element zápěstí, radiale, se u rodu *Rana* zakládá ve stádiu 54 ze dvou kulovitých chondrifikací, které ve stádiu 55 dorzoventrálně splývají do podoby písmene “L”. Stejnou podobu má radiale i v případě *P. leucomystax*. Vzhledem k absenci dat z předešlých stádií, je otázkou, zda zde proběhl podobný proces. Oproti tomu u druhu *B. bufo* je radiale ve stádiu 55 v podobě velkého kulovitého útvaru a nic nezaznačuje jeho případný dvojitý původ.

Dva distální elementy zápěstí splývají primární fúzí ještě před nástupem chondrifikace. Poprvé jsem toto distální carpale 5-4 zaznamenala mezi stádii 54 (*Rana*) a 55 (*B. bufo*, *P. leucomystax*), kdy svou velikostí dominuje karpální oblasti. Ve stádiu 55 vzniká kulovité distální carpale 3 a ještě v průběhu stádia je postupně pohlcováno. Fúze v jediné distální carpale 5-4-3 je dokočena ve stádiu 56, resp. 57 u druhu *B. bufo*. Poslední element této série, distální carpale 2, taktéž vzniká ve stádiu 55 (*Rana*, *P. leucomystax*) až 56 (*B. bufo*). Po celou dobu vývoje zůstává samostatné.

Element Y byl nejdříve viditelný u zástupců rodu *Rana*, kdy se v pozdním stádiu 54 slabě rýsovala drobná chondrifikace na distální straně zápěstí. Ve stádiu 55 jsou již viditelné dva útvary, které u *P. laeucomystax* mediálně splývají. Kompletní fúze v jediný element je dokončena ve stádiu 56. Oproti tomu u druhu *B. bufo* byl v ontogenezi pozorován pouze jediný element.

U všech sledovaných druhů na element Y navazovaly dva články prepollexu. Nejrychleji se prepollex zakládá u druhu *P. leucomystax*, kdy jsou oba elementy viditelné od stádia 55. V případě zástupců rodu *Rana* se distální element zakládá až na přelomu stádií 55 a 56. Nejpozději se prepollex zakládá u druhu *B. bufo*, kdy se proximální článek chondrifikoval ve stádiu 56 a počátek tvorby distálního článku je až ve stádiu 57.

5. 1. 3. Terminální část končetiny

Terminální část tvoří čtyři metacarpalia a články jednotlivých prstů v počtu 2-2-3-3. Relativní délka prstů klesá v řadě IV > V > III > II. Srovnání velikosti nejdelšího prstu je uvedeno v Tabulce 6.

Tabulka 6 – Relativní délka terminální části zadní končetiny

Poměr délky elementů prstu IV vůči šíři zápěstí									
	<i>D. pictus</i>	<i>B. bombina</i>	<i>B. variegata</i>	<i>X. laevis</i>	<i>P. fuscus</i>	<i>B. bufo</i>	<i>R. dalmatina</i>	<i>R. temporaria</i>	<i>P. leucomystax</i>
IV	1,11	1,06	1,2	3	1,86	1,48	1,63	1,4	1,22
IV-1	0,84	1	0,69	1,2	1,11	0,97	1,14	0,92	1,11
IV-2	0,62	0,56	0,43	0,88	0,8	0,6	0,71	0,57	0,88
IV-3	0,26	0,56	0,29	0,38	0,43	0,6	0,49	0,49	0,4
celkem	2,83	3,18	2,61	5,46	4,2	3,65	3,97	3,38	3,61

Z tabulky vyplývá, že relativní délka prstů sledovaných druhů klesá v řadě *X. laevis* > *P. fuscus* > *R. dalmatina* > *B. bufo*, *P. leucomystax* > *R. temporaria*, > *B. bombina* > *D. pictus* > *B. variegata*. V případě *X. laevis* došlo k výraznému prodloužení metacarpálií, které jsou téměř dvakrát delší než u zbývajících zástupců, kdy je odlišná délka prstů je dána hlavně různým stupněm prodloužení proximálních falangů. Terminální články bývají většinou drobné.

Metacarpální elementy se zakládají od stádia 53, kdy bylo u *D. pictus* viditelné metacarpale IV a v případě *P. fuscus* dokonce i metacarpale III. U rodů *Bombina* a *Rana* se první metacarpalia objevují až o stádium později. V návaznosti na metacarpale IV se velice rychle zakládají metacarpalia III a V, která lze pozorovat mezi stádii 54 (*D. pictus*, *P. fuscus*) a 55 (*X. laevis*). Kompletní série je většinou viditelná od stádia 55, event. 56 (*D. pictus*, *X. laevis*, *B. bufo*). Nejrychleji probíhala ontogeneze u *P. fuscus*, kdy všechna metacarpalia byla viditelná již v průběhu stádia 54.

Vznik falangů probíhá nejprve u prstu IV, následovaná falangy prstů V a III. Jako poslední se vytváří články druhého prstu. Tento proces začíná od stádia 54 (*D. pictus*, *P. fuscus*) až 55 (*Bombina*, *B. bufo*, *Rana*, *P. leucomystax*). Kompletní falangeální série je u většiny druhů viditelná ve stádiu 56.

5. 1. 4. Průběh osifikace

Proces osifikace postupuje v proximodistálním směru. Osifikační centra se nacházejí v centrální části jednotlivých elementů. V případě radioulny se zakládají dvě osifikační centra. Kromě adultních stádií druhu *B. variegata*, jsem nepozorovala osifikaci karpálních elementů.

Vhledem ke kvalitě a stáří části materiálu není možné detailně srovnat průběh osifikace mezi studovanými druhy. Osifikace proximálních elementů, tj. humeru, ulny a radia, byla poprvé viditelná mezi stádii 56 (např. *D. pictus*, *Bombina*, *Rana*) a 57 (*X. laevis*, *B. bufo*). Výjimkou by mohl být druh *P. leucomystax*, kdy i přes zhoršenou kvalitu vzorku, byly viditelné počátky osifikace již ve stádiu 54. Osifikace se dále rozšiřuje na metakarpální elementy a jednotlivé články prstů přibližně ve stejném pořadí, v jakém elementy vznikly. Celý proces je dokončen mezi stádii 57 a 58. Pouze v případě druhů *B. bufo* a *P. leucomystax* docházelo k dokončení osifikace individuálně v pozdějších stádiích před metamorfozou.

5. 2. Zadní končetina

Způsob zakládání elementů zadní končetiny se shoduje s výsledky, které publikovali Shubin a Alberch (1986). Jednotlivé elementy vznikají v proximodistálním směru a v tarzální oblasti se proud jejich vzniku rozděluje do dvou paralelních směrů – jedním směřujícím od tibiale k prehallaxu a druhým, který začíná na fibulare a dále pokračuje mediálním směrem a vytváří distální tarzalia a celý prstový oblouk.

5. 2. 1. Proximální část končetiny

První element končetiny, femur, je u druhů *Discoglossus pictus*, *Bombina bombina*, *Bombina variegata* a *Bufo bufo* relativně dlouhý, štíhlý a mírně esovitě zahnutý. Oproti tomu v případě druhů *Xenopus laevis* a *Pelobates fuscus* je femur výrazně kratší, mohutnější a téměř rovný. Druhy *Rana dalmatina*, *Rana temporaria* a *Polypedates leucomystax* mají tento element také téměř rovný, ale velmi štíhlý.

Na femur navazuje jediný element bérce, tibiofibula, která je kompletně splynulá ze dvou původně oddělených elementů. U druhů *D. pictus*, *B. bombina*, *B. variegata*, *B. bufo*, *R. dalmatina* a *R. temporaria* je tibiofibula, až na mediální rýhu, kompletně splynulá, štíhlá a téměř stejně dlouhá jako femur. U rodu *Bombina* sahá mediální rýha od kloubních hlavic přibližně do jedné třetiny kosti. Oproti tomu *P. fuscus* má tibiofibulu sice dlouhou jako femur, ale robustní, s téměř neznatelnou mediální rýhou. V případě druhů *X. laevis* a *P. leucomystax* může být tibiofibula mírně delší než femur a mediální rýha je patrná hlavně v distální části elementu.

Distálně od tibiofibuly se nacházejí prodloužené proximální elementy tarzu - tibiale a fibulare, které jsou u všech sledovaných exemplářů na obou koncích vzájemně splynulé a dosahují délky přibližně poloviny femuru. Fibulare bývá poněkud delší než sousední element, což je patrné hlavně na nerovnoměrném okraji splynulé distální kloubní hlavice. Taktéž bývá o něco silnější, zvláště je to patrné u rodů *Bombina*, *Rana* a druhu *P. fuscus*.

Zakládání femuru v průběhu ontogeneze probíhalo podle podobného schématu. U všech sledovaných druhů byl přítomen od stádia 53 jako relativně silný, tyčkovitý element. V případě *D. pictus* a rodu *Bombina* je u některých exemplářů dokonce viditelný již ve stádiu 52 v podobě drobné chrupavčité tečky. V průběhu ontogeneze se až do stádia 57 postupně prodlužuje, zeštíhluje a případně esovitě stáčí. U *P. fuscus* je vývoj rychlejší a femur nabývá konečnou podobu již ve stádiu 56.

Tibia (na mediální straně) a fibula (na straně laterální) se zakládají ve stádiu 53 a u většiny sledovaných druhů jsou zpočátku štíhlé, tyčkovité. Oproti femuru jsou asi o třetinu kratší. Rostou přibližně stejným tempem jako femur a jeho velikosti dosahují až po určité době – konkrétně ve stádiích 56 (*D. pictus*, *P. leucomystax*), 57 (*Bombina*, *X. laevis*) až 58 (*B. bufo*). V případě druhu *Pelobates fuscus* se všechny tři elementy zakládají přibližně stejně dlouhé. Femur ale brzy získá velikostní převahu a vzájemné poměry se opět srovnají až po stádiu 56. Kdežto u sledovaných zástupců rodu *Rana* zůstávají všechny tři elementy stejně dlouhé již od stádia 54.

Fúze tibie a fibuly začíná u *P. fuscus* již mezi stádii 53 a 54 splýváním kloubních hlavic a celý proces je dokončen ve stádiu 56. U druhů *D. pictus*, *B. bufo* a *P. leucomystax* je počátek splývání viditelný ve stádiu 55. Kompletně splynulé jsou ve stádiu 56 (*P. leucomystax*) až 57 (*D. pictus* a *B. bufo*). U zbývajících druhů (rody *Bombina*, *Rana* a *X. laevis*) je fúze znatelná až od stádia 56. Její dokončení nastává ve stádiu 57, případně ve stádiu 58 u *X. laevis*.

První řada tarzálií, tibiale a fibulare, se objevuje záhy po vzniku předchozích elementů. Vznik fibulare, které se nachází na laterální straně končetiny, může mírně předcházet tvorbě druhého elementu ležícího na straně mediální. U druhů *X. laevis*, *P. leucomystax* a rodu *Bombina* se drobný základ fibulare poprvé objevuje již ve stádiu 53, tibiale je ale viditelné až ve stádiu 54.

Vzájemné velikostní poměry se v průběhu ontogeneze mění. Zatímco ve stádiu 53 je fibulare v podobě drobného chrupavčitého základu, v následující etapě, u rodu *Bombina*, již velikostně odpovídá předcházejícím elementům. V případě *X. laevis* je ve stádiu 54 fibulare vůči tibií a fibule asi poloviční. Vznikající tibiale je drobné, oválné (v případě rodu *Bombina*) nebo může zaujímat stejnou velikost jako fibulare (u druhu *X. laevis*). Ve stádiu 55, vzhledem k pokračujícímu růstu elementů bérce, dosahuje u těchto zástupců fibulare jen asi dvou třetin délky bérce. Tibiale je poněkud kratší a slabší. Velikostní poměr tarzálií k bérce (tj. asi poloviční velikost) se ustálí mezi stádii 57 (*Bombina*) a 58 (*X. laevis*). Oproti tomu *P. leucomystax* si tento poměr udržuje již od stádia 55.

Postupný vznik fibulare a tibiale nebyl ale pozorován u zbývajících druhů. V případě *D. pictus* byly oba elementy zaznamenány ve stádiu 53, jakožto krátké, tyčkovité útvary o poloviční délce než je výztuha bérce. U druhu *P. fuscus* začíná tvorba tarzu již na přelomu stádií 52 a 53. Naopak u zástupců rodu *Rana* zůstala končetina ve stádiu 53 vyztužena pouze prvními třemi proximálními elementy. Tibiale a fibulare se objevují náhle až ve stádiu 54 a

jejich délka dosahuje asi dvou třetin bérce. V další fázi získává fibulare u všech zástupců nad sousedním elementem velikostní převahu. Tento trend je dobře patrný u zástupců rodu *Rana*, ale hlavně u druhu *P. fuscus*, kdy na přelomu stádií 53 a 54 je fibulare téměř dvakrát tak silné a dlouhé oproti tibiale. Stejně jako u rodu *Bombina*, dochází i u *D. pictus* a rodu *Rana* k ustálení velikostních poměrů až ve stádiu 57. Nejrychlejší průběh byl zaznamenán u *P. fuscus*, kdy tohoto stavu bylo docíleno již ve stádiu 56.

Specifický způsob vzniku distální kloubní hlavice fibulare jsem zaznamenala u druhů *D. pictus* a *X. laevis*. Současně se vznikem tibiale (tj. v případě *D. pictus* ve st. 53 a u *X. laevis* ve st. 54), byla pozorována přítomnost samostatného kulovitého elementu ležícího distálně a mírně mediálně od fibulare. V dalších fázích dochází k jeho postupnému splývání s kloubní hlavicí fibulare. U *D. pictus* je ve stádiu 54 tento kulovitý element ještě dobře odlišitelný, ale již v následující fázi, tj. stádiu 55, dochází u obou druhů k jeho úplnému začlenění. Fibulare tak jeho prostřednictvím zasahuje mediálně směrem k tibiale. Ve finální podobě není tento dvojí původ kloubní hlavice rozpoznatelný. Jarošová (1974) pozorovala napojení dokonce dvou těchto “centrálí” na budoucí distální část fibulare.

Ačkoli to nebylo pozorováno, není možné vyloučit existenci podobného procesu i u ostatních druhů. Jeho nepodchycení mohlo být způsobeno například jeho uskutečněním v kratším časovém intervalu, který nebyl studovanými vzorky dostatečně pokryt. Dalším možným vysvětlením by mohl být posun celé události před fázi chondrifikace samotných elementů, kdy nejsou, vzhledem k metodice, barvitelné a tudíž jasně viditelné.

Jak jsem již uvedla výše, charakteristické je vzájemné splývání proximálních i distálních kloubních hlavic tibiale a fibulare. U druhů *D. pictus* a *X. laevis* začíná tento proces ve stádiu 54 splynutím fibulare s neznámým kulovitým elementem a současným prodlužováním tibiale mediálním směrem. Ve stádiu 55 se vzájemně přibližují proximální konce obou elementů. Celý proces je dokončen ve stádiu 56. Velmi podobná je situace i v případě rodů *Bombina* a *Rana*, kdy se ve stádiu 55 dotýkají distální kloubní hlavice. Ke kompletnímu splynutí dochází taktéž ve stádiu 56. Oproti tomu u druhů *B. bufo* a *P. leucomystax* byla pozorována kompletní fúze kloubních hlavic již ve stádiu 55. Nejrychleji tento proces proběhl ovšem u *P. fuscus*, kdy došlo k velmi rychlému splynutí v průběhu stádia 54.

5. 2. 2. Distální řada tarzu

Největší variabilitu jsem pozorovala ve stavbě a způsobu zakládání distálních elementů tarzu. Jak již uvedli Shubin a Alberch (1986) a Fabrezi (1993), obecným trendem je snižování počtu tarzálních elementů, což je většinou řešené jejich splýváním. V této studii lze sledované druhy rozdělit podle finální stavby distální části tarzu do čtyř skupin:

Tabulka 7 – Stavba distální části tarzu

	Stavba distální části tarzu	Sledované druhy
1	dt3, dt2, dt1, Y, ph, ph2	<i>Discoglossus pictus</i> , <i>Bombina bombina</i> , <i>B. variegata</i>
2	dt3, dt2, Y, ph, ph2	<i>Xenopus laevis</i> , <i>Pelobates fuscus</i>
3	dt3-2, dt1, Y, ph, ph2	<i>Bufo bufo</i>
4	dt3-2-1, Y, prehallax	<i>Rana dalmatina</i> , <i>R. temporaria</i> , <i>P. leucomystax</i>

Ačkoli je v rámci výše uvedených skupin shodná finální stavba tarzu, došlo k tomuto stavu odlišným ontogenetickým vývojem.

5. 2. 2. 1. Stavba tarzu – dt3, dt2, dt1, Y, ph, ph2

Pravděpodobným pleziomorfním stavem je přítomnost všech tří oddělených distálních tarzálií (umístěnými proximálně od metatarzálií prstů I – III), elementu Y a prehallaxu. Tento vzorec byl pozorován hlavně u primitivních čeledí žab – např. Discoglossidae, Bombinatoridae a Leiopelmatidae (Howes a Ridewood, 1888; Stephenson, 1960; Jarošová, 1974; Andersen, 1978; Pugener a Maglia, 1997; Maglia a Pugener, 1998). Fabrezi (1993) rozpoznala, že se tento poznatek vztahuje také na druhy *Pelodytes punctatus* (Pelodytidae), *Cardioglossa cyaneospila* a *C. leucomystax* (Arthroleptidae). V neposlední řadě byl tento vzorec pozorován i u druhu *Pipa pipa* z čeledi Pipidae (Trueb a kol, 2000).

V mé práci tento stav reprezentují kromě druhu *Discoglossus pictus*, také druhy *Bombina bombina* a *Bombina variegata*, což souhlasí s předchozí studií Sedláčkové (1999). Mezi rody *Discoglossus* a *Bombina* jsou ovšem rozdíly v ontogenetickém vývoji.

Prvním vznikajícím elementem tohoto úseku končetiny je distální tarzál 3. U *D. pictus* je poprvé viditelné ve stádiu 53, kdežto u rodu *Bombina* jsem ho pozorovala až o stádium později. V obou případech mělo zpočátku podobu velmi drobné chondrifikace.

Ve stádiu 55 je již středně velké a je možno sledovat počátek jeho expanze ventrálním směrem. Tento proces je dobře patrný od následujícího stádia. Ve finální podobě prochází miskovité distální tarzale 3 dorzoventrálně napříč tarzem. Alternativní pohled na vznik tohoto útvaru nabízí ve své práci Jarošová (1974), která popisuje fúzi distálního tarzale 3 ze dvou původně samostatných elementů.

Téměř neznatelné distální tarzale 2 se poprvé objevuje u *D. pictus* ve stádiu 54, ale již od stádia 55 získává konečnou podobu drobného a jasně ohraničeného kulovitého útvaru. U rodu *Bombina* vzniká tento element v průběhu stádia 55. Změna nastává ve stádiu 56, kdy se na ventrální straně začíná utvářet nová nezávislá chondrifikace. V další fázi tyto dva útvary splývají v jediný činkovitý element, který prochází napříč tarzem. Oproti mému pozorování, uvedla Jarošová (1974) podobný způsob vzniku distálního tarzale 2 i u druhu *D. pictus*.

Opačný trend byl sledován v případě vývoje elementu Y. U rodu *Bombina* se ve stádiu 55 dorzálně zakládá jediná středně velká chondrifikace, která téměř okamžitě ventrálně prorůstá tarzem. Ve stádiu 56 má již element Y podobu srdčitého útvaru, který obkružuje distální část tibiale. Oproti tomu se u druhu *D. pictus* v průběhu ontogeneze element Y zakládá ze dvou částí, které později spolu splývají. Vznik prvního útvaru lze pozorovat ve stádiu 54, kdy se distálně od tibiale nachází dosti velká kulovitá chondrifikace. Již v následujícím stádiu se na ventrální straně objevuje druhý, tentokrát menší útvar, který ve stádiu 56 splývá s původním v jediný srdčitý element.

Distální tarzale 1 se objevuje u *D. pictus* ve stádiu 55, zatímco u rodu *Bombina* je jasně viditelné až ve stádiu 57. V obou případech se jedná o velice drobný element

Prstovitý výběžek, prehallax, je u všech těchto zástupců tvořen ze dvou částí. U rodu *Bombina* ho tvoří relativně velké kuželovité články, zatímco *D. pictus* má proximální článek kuželovitý až drápkovitý a distální velmi drobný. V některých případech mohou dokonce splynout v jediný kladivovitý útvar. První element prehallaxu se vytváří ve stádiu 55 (*D. pictus*), případně ve stádiu 56 (*Bombina*). Na něj navazuje druhý útvar, který se shodně objevuje až ve stádiu 57 jako drobná chondrifikace distálně od prvního článku. Zatímco u *D. pictus* zůstává drobný, v případě rodu *Bombina* se tento element v následujících stádiích kuželovitě prodlužuje.

5. 2. 2. 2. Stavba tarzu – dt3, dt2, Y, ph, ph2

Stavba tarzu u druhů *Xenopus laevis* a *Pelobates fuscus* je charakteristická přítomností velkého, oválného distálního tarzale 3 a menšího distálního tarzale 2. U terminálních stádií ovšem není přítomno distální tarzale 1. Pro oba druhy je také typický vznik elementu Y ze dvou částí a přítomnost dvou článků prehalluxu.

Distální tarzale 3 se zakládá u druhu *X. laevis* ve stádiu 54, kdežto u *P. fuscus* je zřetelné již o stádium dříve. V průběhu ontogeneze distální tarzale 3 roste a stává se dominantním elementem této oblasti. Alternativní pohled nabízí ve své práci Jarošová (1974), která popisuje, v případě druhu *X. laevis*, vznik distálního tarzale 3 se dvou samostatných elementů.

Distální tarzale 2 vzniká přibližně s počátkem stádia 55 (u *P. fuscus* již na přelomu stádií 54 a 55), jakožto drobná chondrifikace, která se nachází mediálně od předchozího elementu. Velice rychle se prodlužuje a u obou druhů má ve finální podobě oválný až miskovitý tvar a zasahuje dorzoventrálně napříč tarzem.

U *P. fuscus* se distální tarzale 1 zakládá ve stádiu 55 jako drobný hráškovitý útvar. V následující fázi je jasně zřetelné a teprve od stádia 58 se jeho velikost zmenšuje, až zcela vymizí. Naproti tomu v průběhu ontogeneze druhu *X. laevis* nebyla přítomnost tohoto elementu zaznamenána. Důvody jeho nepřítomnosti mohou být dva – buď je jeho tvorba potlačena úplně nebo již v počátcích vývoje primárně splývá s jiným tarzálním elementem. Tuto druhou variantu popsala ve své práci Jarošová (1974).

U obou jmenovaných druhů vzniká element Y ze dvou základů. V případě *X. laevis* jsou oba poprvé viditelné ve stádiu 55 a později splývají v jediný srdčitý útvar (viz. také Jarošová, 1974). U druhu *P. fuscus* probíhá ontogeneze poněkud rychleji. První chondrifikace elementu Y se objevuje již na přelomu stádií 53 a 54. V následující fázi jsou již jasně rozpoznatelné oba útvary ležící dorzoventrálně nad sebou. Od raného stádia 55 dochází k jejich kompletní fúzi. Na rozdíl od *X. laevis*, je ve finální podobě celý element Y zasunut více pod tibiale.

Stavba prehalluxu je u obou druhů značně odlišná. Je sice shodně tvořen dvěma elementy, kdy v případě *X. laevis* jsou štíhlé a drápkovité. Oproti tomu u *P. fuscus* má proximální element mohutný hranolovitý tvar a distální element je silný, lopatovitý. U *P. fuscus* se prehallux poprvé objevuje mezi stádii 54 a 55 a od počátku jsou oba elementy nápadně mohutné. V případě *X. laevis* je jeho tvorba posunuta až mezi stádia 56 a 57.

Můj popis terminálního stavu tarzální oblasti u druhu *Xenopus laevis* se zásadně odlišuje od popisu uvedeného jinými autory (např. Howes a Ridewood, 1888; Fabrezi, 1993). V těchto pracech jsou dva elementy distální části tarzu popsány jako distální tarzale 3-2 (navazující na metatarzalia III a II) a distální tarzale 1 (kloubící se s metatarzalií II a I). V obou pracech se jednalo o popis tarzální oblasti dospělců bez zkoumání jeho ontogenetického původu. K závěru předchozích autorů by mohlo dojít v případě, že distální tarzalia 3 a 2 splývají primární fúzí před stádiem chrupavky a v mé studii by tedy nikdy nebyla viditelná odděleně. Ovšem pozice druhého distálního tarzálního elementu nenaznačuje, že se jedná o distální tarzale 1. Při srovnání s ontogenetickým vývojem druhu *P. fuscus* je zřejmé, že se oba tyto menší elementy nacházejí na stejné pozici a měly by tedy být homologické. U druhu *P. fuscus* se k nim ovšem v ontogenezi přidává další element - pravděpodobně distální tarzale 1. Lze z toho tedy vyvodit, že *X. laevis* nese pouze distální tarzalia 3 a 2. Přesněji řečeno by se mohlo jednat o tarzalia 3 a 2-1, dle závěrů Jarošové (1974).

5. 2. 2. 3. Stavba tarzu – dt3-2, dt1, Y, ph, ph2

Další modifikaci výchozího stavu jsem pozorovala u druhu *Bufo bufo*. Pro jeho tarzální oblast je typická přítomnost dvou distálních tarzálií – tentokrát se jedná o splynuté distální tarzale 3-2 a drobné distální tarzale 1. Distální tarzale 2 se již v raném vývoji napojuje na distální tarzale 3 a v pozdějších stádiích s ním plně splývá. Stejně jako u rodu *Bombina*, i v tomto případě element Y vzniká ve stádiu 55 z jediné chondrifikace, která se později ventrálně rozrůstá. Na element Y distálně navazují dva drápkovité elementy prehalluxu.

Podobný tarzální vzorec byl popsán také v pracech jiných autorů (např. Gaupp, 1896; Howes a Ridewood, 1888; Fabrezi, 1993; Wild, 1997; Hall a Larsen, 1998; Hanken a kol., 2001; Guayasamin, 2004; Maglia a kol., 2007), kteří ho kromě zástupců čeledi Bufonidae, pozorovali také u zástupců čeledí Pelobatidae, Arthrolepidae, Dendrobatidae, Hemisotidae, Hylidae, Leptodactylidae, Microhylidae, Myobatrachidae, Pipidae, Pseudidae, Rhinodermatidae, Ranidae. Výše uvedené práce se mohou vzájemně mírně odlišovat ve stavbě a počtech článků prehalluxu. Obecně se dá konstatovat, že tato stavba tarzu bývá přisuzována většině pokročilých druhů žab. Nutno ale podotknout, že mnoho autorů se zpětně odkazuje na starší práce (např. Fabrezi, 1993), bez důkladnějšího vlastního posouzení.

5. 2. 2. 4. Stavba tarzu – dt3-2-1, Y, ph,ph2

Nejedvozenější podobu tarzální oblasti jsem pozorovala u druhů *Rana dalmatina*, *R. temporaria* a *Polypedates leucomystax*. Jejich končetina nese pouze jediné distální tarzale 3-2-1, element Y a prehallax.

U rodu *Rana* je distální tarzale 3 poprvé viditelné ve stádiu 55. Má podobu drobného kulovitého elementu, který se nachází distálně od kloubní hlavice tibiale. Již v následujícím stádiu ovšem expanduje medio-laterálním směrem. Při tomto růstu pravděpodobně dochází k pohlcení vznikajících distálních tarzálií 2 a 1. Tento proces se dá dedukovat z nápadně silného spojení uprostřed tohoto velkého elementu, které by mohlo odpovídat místu překrytí dvou původních částí. Taktéž bylo u některých exemplářů pozorováno napojení kulovitého útvaru na jeho mediálním konci. Tento drobný útvar by svou pozicí odpovídal původně samostatnému distálnímu tarzale 1.

V případě druhu *P. leucomystax* jsem ve stádiu 55 pozorovala přítomnost dvou oválných útvarů, pravděpodobně distálního tarzale 3 a splynulého distálního tarzale 2-1. Tyto chrupavčitého pruhy taktéž ve stádiu 56 splývají v jediný souvislý element.

Chrupavčité splývání třech původně oddělených distálních tarzálií také popisovaly ve své práci Banbury a Maglia (2006) u druhu *Spea multiplicata* z čeledi Pelobatidae. Jediný element v distální části tarzu popsal taktéž Sheil (1999) v případě druhu *Pyxicephalus adspersus* (Ranidae). Překvapivě ho popsal jako distální tarzale 2-3-4, z důvodu jeho kloubení s příslušnými metatarzálii. Neuvedl ale přesnější popis ontogenetického vývoje tohoto útvaru. Stejným druhem se zabýval i Haas (1999), který identický element popsal jako distální tarzale 2-3. Bohužel ani v této práci nejsou uvedeny další podrobnosti, zvláště o vývoji distálního tarzale 1. Také Fabrezi (1993) pozorovala přítomnost jediného elementu, distálního tarzale 3-2, u několika exemplářů z čeledi Ranidae (*Chiromantis rufescens*, *Phrynobatrachus acutirostris* a *P. petropedetoides*). V případě těchto exemplářů předpokládala fúzi distálního tarzale 1 s elementem Y. U většiny zástupců čeledi Ranidae popsala Fabrezi (1993), kromě distálního tarzale 3-2, také přítomnost samostatného drobného distálního tarzale 1. Ke stejnému závěru dospěl v případě *Rana esculenta* i Gaupp (1896).

Vznik elementu Y jsem pozorovala jako splynutí ze dvou samostatných chondrifikačí. U rodu *Rana* je jeho základ poprvé vidět ve stádiu 55, jakožto slabý útvar ležící na ventrální straně tarzu distálně od tibiale. Ve stádiu 56 se k již relativně velké ventrální přidává drobná

dorzální chondrifikace. Oproti tomu *P. leucomystax* má obě kulovité části elementu Y jasně viditelné již ve stádiu 55 a ve stádiu 56 splývají v jediný srdčitý útvar. Tento proces je u rodu *Rana* ukončen až ve stádiu 57.

Prehallux je u těchto zástupců původně tvořen ze dvou elementů. První je kuželovitý a zakládá se mezi stádii 55 (u druhu *P. leucomystax*) a 56 (rod *Rana*). Na něj o stádium později navazuje druhý element. Zatímco v případě *P. leucomystax* si prehallux ponechá drápkovitý vzhled, u rodu *Rana* bylo těsně před metamorfózou pozorováno zvětšování a splývání elementů prehalluxu v jediný mohutný lopatovitý útvar.

5. 2. 3. Terminální část končetiny

Terminální část končetiny má jednotnou podobu. Tvoří ji pět metatarzálií, na která navazují články jednotlivých prstů v počtu 2-2-3-4-3. Relativní délka prstů klesá v řadě IV > III > V > II > I. Srovnání velikosti nejdelšího prstu je uvedeno v Tabulce 6.

Tabulka 8 – Relativní délka terminální části zadní končetiny

Poměr délky elementů prstu IV vůči fibulare									
	<i>D. pictus</i>	<i>B. bombina</i>	<i>B. variegata</i>	<i>X. laevis</i>	<i>P. fuscus</i>	<i>B. bufo</i>	<i>R. dalmatina</i>	<i>R. temporaria</i>	<i>P. leucomystax</i>
IV	0,46	0,57	0,53	1	1	0,73	0,75	0,65	0,62
IV-1	0,32	0,34	0,23	0,58	0,48	0,4	0,45	0,35	0,34
IV-2	0,24	0,23	0,17	0,4	0,44	0,19	0,3	0,17	0,21
IV-3	0,2	0,14	0,14	0,3	0,32	0,13	0,18	0,13	0,17
IV-4	0,16	0,11	0,11	0,24	0,16	0,13	0,12	0,1	0,1
celkem	1,38	1,39	1,18	2,52	2,4	1,58	1,8	1,4	1,44

Z výše uvedených dat vyplývá, že relativní délka prstů u sledovaných druhů klesá v řadě: *X. laevis* > *P. fuscus* > *R. dalmatina* > *B. bufo* > *D. pictus*, *B. bombina*, *R. temporaria*, *P. leucomystax* > *B. variegata*

Variability v délce prstů je docíleno různými způsoby. V případě druhů *X. laevis* a *P. fuscus* dochází k prodloužení metatarzálních elementů i jednotlivých falangů. Druh *R. dalmatina* má prodloužené metatarzale a dva proximální falangy, zatímco terminální články jsou drobné. *B. bufo* má delší jen metatarzale a první falang. U zbývajících zástupců jsou články prstů drobné, výrazněji promínuje pouze metatarzale.

V ontogenetickém vývoji *D. pictus* se ve stádiu 53 nejprve zakládá metatarzále čtvrtého prstu a v těsné časové návaznosti také metatarzále III. Na rozdíl od *X. laevis* a rodů *Bombina* a *Rana*, kdy se tyto dva elementy objevují o stádium později. Nejrychleji tento proces probíhá u druhu *P. fuscus*, kdy se první metatarzale objevuje již v pozdním stádiu 52 a ve stádiu 53 jsou dokonce viditelná metatarzália III, IV a V. Kompletní metatarzální série se objevuje v průběhu stádia 54 (*D. pictus*, *P. fuscus*), stádia 55 (*Bombina*, *X. laevis*, *B. bufo*, *P. leucomystax*) až stádia 56 v případě sledovaných zástupců rodu *Rana*.

Vznik falangů lze pozorovat u *P. fuscus* již na přelomu stádií 53 a 54, kdy je viditelný první článek čtvrtého prstu. Značně později je tato událost zaznamenaná u druhu *X. laevis* a zástupců rodu *Rana*, kdy se první falangy objevují až ve stádiu 55. Jako další v pořadí se zakládají články III a V prstu, což je dobře patrné ve stádiu 54 u druhů *P. fuscus* a *D. pictus*. Falangeální série je u většiny druhů kompletní ve stádiu 56. Pouze v případě druhů *P. fuscus* a *P. leucomystax* se tak děje již ve stádiu 55.

5. 2. 4. Průběh osifikace

Proces osifikace zadní končetiny postupuje v proximodistálním směru. Osifikační centra se nacházejí v centrální části jednotlivých elementů, v případě tibiofibuly osifikuje každá kost zvlášť. Jedinými útvary, u kterých jsem nepozorovala osifikaci, byly drobné elementy distální části tarzu.

Vzhledem ke kvalitě a stáří části materiálu není možné detailně srovnat průběh osifikace mezi studovanými druhy. Obecně se dá předpokládat počátek osifikace prvního elementu, femuru, mezi stádii 54 a 55 (např. u *P. leucomystax*, *Bombina*). Postupně se osifikace rozšiřuje na další elementy, přibližně ve stejném pořadí, v jakém vznikly. Tento proces vrcholí pravděpodobně ve stádiu 57, kdy osifikace začíná i na terminálních falangech. Osifikace bývá kompletní ve stádiu 58. Jedinou výraznější výjimkou byl druh *B. bufo*, kdy k ukončení osifikace došlo až ve stádiích těsně před metamorfozou.

5. 3. Poznámky ke stavbě prepollexu a prehallaxu

Ačkoli by se dalo předpokládat, že tyto elementy budou mít, stejně jako prsty, univerzální podobu, panuje ve stavbě prepollexu a prehallaxu značná variabilita. Tato odlišnost byla pozorována nejen mezi druhy, ale například i mezi jedinci vzájemně. Velmi často docházelo ke zmnožení distálních článků, naopak jejich fúze byla výjimečná.

Obecně lze shrnout typy těchto prstovitých elementů do několika kategorií.

Prepollex je většinou tvořen dvěma elementy, přičemž proximální je oválný a distální je kuželovitý (*D. pictus*, *P. fuscus*, *B. bufo*). U rodu *Rana* je distální element velmi štíhlý a v případě rodu *Bombina* je prepollex tvořen třemi kuželovitými útvary. Odlišnou podobu má u druhu *P. leucomystax*, kdy je distální prepollex výrazně prodloužen. Tento jev pravděpodobně souvisí s arborikolním způsobem života. U vodního zástupce, *X. laevis*, došlo ke splnutí elementů prepollexu v jediný drobný útvar.

Prehallax se skládá ze dvou elementů. V původním stavu jsou pravděpodobně oba kuželovité a společně tvoří drápkovitý útvar (*Bombina*, *B. bufo*, *P. leucomystax*). U druhu *X. laevis* jsou oba elementy velmi štíhlé. Naopak v případě druhu *D. pictus* elementy prehallaxu někdy splývaly v kladívkovitý útvar. Tento trend je více prohlouben u rodu *Rana*, kdy je proximální element mohutný, srdčitý a distální se lopatovitě rozšiřuje. Maximální podoby nabývá ovšem u druhu *P. fuscus*, kdy je prehallax přeměněn v mohutnou lopatovitou strukturu.

6. Závěr

6. 1. Evoluční hledisko

- Jednotlivé elementy končetiny se zakládají v proximodistálním směru a pořadí jejich vzniku je konstantní.
- Odlišnosti v rychlosti vzniku a vývoje vnitřních struktur jsou patrné hlavně v počátečních ontogenetického vývoje. V pozdějších stádiích rozdíly nejsou výrazné.
- Radioulna vzniká ze dvou samostatných elementů, které sekundárně splývají.
- Pouze u druhu *Bufo bufo* byl pozorován vznik distální kloubní hlavice ulny sekundárním napojením dalšího elementu.
- Ulnare u všech druhů splývá z více elementů.
- Radiale se většinou zakládá z jediné chondrifikace. Původ z více částí byl viditelný jen u druhů *Discoglossus pictus*, *Pelobates fuscus* a *Polypedates leucomystax*.
- Původním stavem je přítomnost čtyř samostatných elementů distální části karpu. Evolučním trendem je jejich postupné splývání v jediný.
- Vícečetný původ má pouze distální carpale 3 (u druhu *P. fuscus*) a distální carpale 5 u druhů *Xenopus laevis* a *Pelobates fuscus*.
- Element Y přední končetiny většinou splývá ze dvou útvarů.
- Původní počet článků prepollexu je dva. U druhu *X. laevis* sekundárně splývají. V případě *Bombina bombina* a *B. variegata* přibývá třetí element. Tento jev může být ale jen individuální variabilita.
- Tibiofibula vzniká sekundárním splýváním z původně oddělených elementů.
- Tibiale a fibulare jsou prodloužené a vzájemně spojené kloubními hlavicemi.
- Pouze u druhů *Discoglossus pictus* a *Xenopus laevis* byl pozorován vznik distální kloubní hlavice fibulare sekundárním napojením dalšího elementu.
- Původním stavem je přítomnost tří samostatných elementů distální části tarzu. Evolučním trendem je jejich postupné splývání v jediný.
- Vznik ze dvou elementů byl pozorován pouze v případě distálního tarzale 2 u zástupců rodu *Bombina*.
- Vznik elementu Y na zadní končetině většinou probíhá sekundárním splynutím dvou útvarů.
- Prehallux se vždy skládá ze dvou elementů.

6. 2. Ekologické hledisko

- Humerus je relativně dlouhý. K výraznějšímu zkrácení došlo pouze u hrabavé žáby *Pelobates fuscus*. Oproti tomu u studovaných skokanů rodu *Rana* se humerus prodloužil a zeštíhlil.
- Radioulna většinou dosahuje délky dvou třetin humeru. U vodního druhu *Xenopus laevis* je prodloužená a téměř srovnatelně dlouhá. Oproti tomu výrazně krátká je u hrabavé žáby *Pelobates fuscus*.
- Ekologická funkce končetiny nemá vliv na počet karpálních elementů. Může ovšem ovlivňovat jejich tvar.
- Výchozí tvar prepollexu je drápkovitý. Výrazně zeštíhlen a prodloužen je u stromové žáby *Polypedates leucomystax*. U vodního zástupce, *Xenopus laevis*, splynul prepollex v drobný štíhlý útvar.
- Velmi kompaktní zápěstí, kdy na sebe jednotlivé elementy úzce navazují, se vyvinulo u hrabavé žáby *Pelobates fuscus* a u sledovaných druhů skokanů rodu *Rana*.
- Nejvíce prodlouženou terminální část končetiny má vodní zástupce *Xenopus laevis* a hrabavá žába *Pelobates fuscus*. Třetí nejdelší prsty nese skokan *Rana dalmatina*.
- Oproti tomu nejkratší prsty jsou u nesespecializovaných druhů (*D. pictus*, *Bombina*).
- Femur je většinou dlouhý štíhlý a mírně esovitě zahnutý. Tento znak je více posílen u stromové žáby *Polypedates leucomystax* a skokanů rodu *Rana*. Naopak výrazně kratší, mohutný a rovný je u vodní žáby, *Xenopus laevis*, a u hrabavé *Pelobates fuscus*.
- Tibiofibula bývá většinou stejně dlouhá jako femur. Výrazně robustnější je u hrabavé žáby *Pelobates fuscus*. Naopak mírného prodloužení dosáhla u vodní žáby *Xenopus laevis* a arborikolní *Polypedates leucomystax*.
- Ekologická funkce končetiny nemá vliv na počet tarzálních elementů. Může ovšem ovlivňovat jejich tvar.
- Výchozím tvar prehallaxu je drápkovitý. K jeho výraznému zeštíhlení došlo u vodního zástupce *Xenopus laevis*. Naopak mohutný prehallax je u skákavých žab rodu *Rana* a hlavně u hrabavé *Pelobates fuscus*.
- Nejvíce prodlouženou terminální část končetiny má vodní zástupce *Xenopus laevis* a hrabavá žába *Pelobates fuscus*. Třetí nejdelší prsty nese skokan *Rana dalmatina*.
- Oproti tomu nejkratší prsty jsou u nesespecializovaného druhu *Bombina variegata*.

7. Seznam literary

- Ahlberg P. E. (1991):** Tetrapod or near-tetrapod fossils from the Upper Devonian of Scotland. - *Nature*, 354: 298-301
- Ahlberg P. E., Milner A. R. (1994):** The origin and early diversification of tetrapods. - *Nature*, 368: 507-514
- Alberch P. E., Gale E. A. (1985):** A developmental analysis of an evolutionary trend - digital reduction in Amphibians. - *Evolution*, 39 (1): 8-23
- Alberch P. E., Gale E. A. (1983):** Size dependence during the development of the amphibian foot. Colchicine-induced digital loss and reduction. - *J. Embryol. Exp. Morph.*, 76: 177-197
- Andersen M. L. (1978):** The comparative myology and osteology of the carpus and the tarsus of selected anurans. - PhD Thesis, University of Kansas.
- Baéz, A. M. (1996):** The fossil record of the Pipidae. - The biology of *Xenopus*, In: R.C. Tinsley a H.R. Kobel (Eds.), Clarendon press, Oxford: 329-347
- Baéz A. M., Nicoli L. (2008):** A new species of *Notobatrachus* from the Middle Jurassic of NW Patagonia. - *J. Paleont.*, 82(2): 372-376
- Baéz A. M., Sanchiz B. (2007):** A review of *Neusibatrachus wilferti*, an Early Cretaceous frog from the Montsec Range, Northeastern Spain. - *Acta Paleontol.*, 52 (3): 477-487
- Baéz A. M. , Trueb L., Calvo J. O. (2000):** The earliest known frog from South America, a new genus from the Middle Cretaceous of Argentina. - *Journal of Vertebrate Paleontology*, 20(3): 490-500
- Banbury B., Maglia A. M. (2006):** Skeletal development of the Mexican Spadefoot, *Spea multiplicata* (Anura Pelobatidae). - *Journal of Morphology*, 267 (7): 803 - 821
- Borkhvardt V. G. (1996):** Comparative Study of the Development of Limbs in Larvae of the Common Frog *Rana temporaria*. - *Russian Journal of Herpetology*, 3 (1): 58 - 67
- Borkhvardt V. G. (2000):** Growth and Shaping of the Fin and Limb Buds. - *Russian Journal of Developmental Biology*, 31 (3): 154-161
- Borkhvardt V. G. (2001):** On the growth mechanics of the hynobiid limb bud. - *Russian Journal of Herpetology*, 8 (1): 54 - 58
- Cameron J., Fallon J. (1977):** The absence of cell death during development of free digits in Amphibians. - *Developmental Biology*, 55: 331-338
- Cannatella D. C., Trueb L. (1988):** Evolution of Pipoid Frogs Morphology and Phylogenetic Relationships of *Pseudhymenochirus*. - *Journal of Herpetology*, 22 (4): 439-456

- Carroll R. L. (2001):** The origin and early radiation of terrestrial vertebrates. - J. Paleont., 75 (6): 1202-1213
- Carroll R. L. (2007):** The palaeozoic ancestry of salamanders, frogs and caecilians. - Zool. J. Linn. Soc., 150 (1): 1-140
- Clack J. A., Coates M. I. (1995):** *Acanthostega gunnari*, a primitive, aquatic tetrapod. - Bull. Mus. natl. Hist. nat., 4 (17): 359 - 372
- Coates M. I., Clack J. A. (1990):** Polydactyly in the earliest known tetrapod limbs. - Nature, 347: 66-69
- Coates M. I., Jeffery J. E., Ruta M. (2002):** Fins to limbs what the fossils say. - Evolution & Development, 4 (5): 390-401
- Daeschler E. B., Shubin N. H., Jenkins F. A. (2006):** A Devonian tetrapod-like fish and the evolution of the tetrapod body plan. - Nature, 440: 757-763
- Duellman W. E., Trueb L. (1994):** Biology of Amphibians. - The Johns Hopkins University Press, Baltimore and London
- Eaton T. H. (1951):** Origin of Tetrapod Limbs. - American Midland Naturalist, 46 (1): 245-251
- Eaton T. H. (1960):** The aquatic origin of tetrapods. - Transactions of the Kansas Academy of Science, 63 (3): 15-120
- Evans S. E., Milner A. R., Mussett F. (1990):** A Discoglossid Frog from the Middle Jurassic of England. - Paleontology, 33: 298-311
- Fabrezi M. (1993):** The anuran tarsus. - Alytes, 11 (2): 47-63
- Fabrezi M. (2001):** A survey of prepollex and prehallux variation in Anuran limbs. - Zool. J. Linn. Soc., 131 (2): 227 - 248
- Fabrezi M., Alberch P. (1996):** The carpal elements of Anurans. - Herpetologica, 52 (2): 188-204
- Fabrezi M., Barg M. (2001):** Patterns of carpal development among Anuran Amphibian. - J. Morphology, 249 (3): 210-220
- Galis F., van Alphen J. J. M., Metz J. A. J. (2001):** Why five fingers - Evolutionary constraints on digit numbers. - Trends in Ecology & Evolution, 16 (11): 637-646
- Galis F., van Alphen J. J. M., Metz J. A. J. (2002):** Digit reduction via repatterning or developmental arrest. - Evolution & Development, 4 (4): 249-251
- Gao Ke-Qin, Wang Y. (2001):** Mesozoic anurans from Liaoning province, China, and phylogenetic relationships of Archaeobatrachian anuran clades. - J. Vertebr. Paleontology, 21 (3): 460 - 476

- Gaupp E. (1896):** Anatomie des Froches. I. Lehre vom Skelet und vom Muskelsystem. – Friedrich Vieweg und Sohn, Braunschweig
- Godfrey S. J. (1989):** The postcranial skeleton anatomy of the Carboniferous tetrapod *Greererpeton burkemonari* Romer, 1969. - Phil. Trans. R. Soc., 323 (1213): 75-133
- Gosner K. L. (1960):** A Simplified Table for Staging Anuran Embryos and Larvae with Notes on Identification. - Herpetologica, 16 (3): 183-190
- Guayasamin J. M. (2004):** The *Eleutherodactylus orcesi* species group - Comparative osteology and comments on its monophyly. - Herpetological Monographs, 18 (1): 142-174
- Haas A. (1999):** Larval and metamorphic skeletal development in the fast-developing frog *Pyxicephalus adspersus* (Anura, Ranidae). - Zoomorphology, 119: 23-35
- Hall J. A., Larsen J. H.(1998):** Postembryonic ontogeny of the *Scaphiopus intermontanus* (Pelobatidae) - Skeletal morphology. - J. Morphol., 238 (2): 179-244
- Hamrick M. W. (2002):** Developmental mechanism of digits reduction. - Evol. Dev., 4: 247-248
- Handrigan G. R., Wassersug R. J. (2007):** The anuran Bauplan a review of the adaptive, developmental, and genetic underpinnings of frog and tadpole morphology. - Biol. Rev. Camb. Philos. Soc., 82 (1): 1-25
- Hanken J., Carl T. F., Richardson M. K., Olsson L., Schlosser G., Osabutey C. K., Klymkowsky M. W. (2001):** Limb development in a nonmodel vertebrate, the direct-developing frog *Eleutherodactylus coqui*. - J Exp Zool., 291 (4): 375-388
- Harrison R. C. (1915):** Experiments on the development of the limbs in Amphibia. - National Academy of Science, 1 (11): 539-544
- Hecht M. K. (1962):** A reevaluation of the early history of the frogs, Part I + II. - Systematic Zoology, 11 (1): 39-44; 12: 20-35
- Hecht M. K. (1970):** The morphology of *Eodiscoglossus*, A complete jurassic frog. - American museum novitates, 2424: 1-17
- Henrici, Baez (2001):** First occurrence of *Xenopus* (Anura, Pipidae) on the Arabian Peninsula, A new species from the Upper Oligocene of Yemen. - J. Paleont., 75 (4): 870-882
- Hinchliffe J. R. (2002):** Developmental Basis of Limb Evolution. - Int. J. Dev. Biol., 46: 835-845
- Holmes R. (1984):** The carboniferous amphibian *Proterogyrinus scheelei* Romer and the early evolution of tetrapods. - Phil. Trans. R. Soc. Lond., 306 (1130): 431-524
- Holmgren N. (1933):** “On the origin of the tetrapod limb.” - Acta Zool.(Stockholm), 14: 185–295

- Howes G. B., Ridewood R. (1888):** On the carpus and tarsus of Anura. - Proc. Zool. Soc. Lond., 1888: 141-180
- Jarošová J. (1973):** The components of the carpus in *Palaeobatrachus* and their development in two related recent species. - Časopis národního muzea, 142: 89-106
- Jarošová J. (1974):** The components of the tarsus in *Paleobatrachus* and their development in related recent species. - Acta Universitatis Carolinae – Geologica, 1: 119–144
- Jarvik E. (1955):** The oldest tetrapods and their forerunners. - Scient. Monthly, 80(3): 141-154
- Jarvik E. (1980):** Basic structure and evolution of vertebrates, Part I + II, Academic Press, 575 pp. a 337 pp.
- Jarvik E. (1996):** The devonian tetrapod *Ichthyostega*. - Fossils Strata, 40, 1-213
- Laurin M., Girondot M., Ricqlés A. (2000):** Early tetrapod evolution. - Trends in Ecology and Evolution, 15 (3): 118-123
- Lebedev O. A., Coates M. I. (1995):** The postcranial skeleton of the Devonian tetrapod *Tulerpeton curtum* Lebedev. - Zool. J. Linn. Soc., 114: 307-348
- Maden M. (1981):** Experiments on Anuran limb buds and their significance for principles of vertebrate limb development. - J. Embryol. Exp. Morphol, 63: 243-265
- Maglia A. M., Pugener L. A. (1998):** Skeletal development and adult osteology of *Bombina orientalis* (Anura, Bombinatoridae). - Herpetologica, 54 (3): 344-363
- Maglia A. M., Pugener L. A., Mueller J. M. (2007):** Skeletal morphology and postmetamorphic ontogeny of *Acris crepitans* (Hylidae). - J. Morph., 268: 194 - 223
- Milner A. R. (1993):** The paleozoic relatives of Lissamphibians. - Herpetological Monographs, 7: 8-27
- Nieuwkoop P. D., Faber J. (1967):** Normal table of *Xenopus laevis* (Daudin), a systematical chronological survey of the development from the fertilized egg till the end of metamorphosis. - North-Holland publishing company Amsterdam
- Noble G. K. (1924):** A new Spadefoot Toad from the Oligocene of Mongolia with a summary of the evolution of Pelobatidae. - American Museum Novitates, 132: 1-15
- Pugener L. A., Maglia A. M. (1997):** Osteology and skeletal development of *Discoglossus sardus*. - J. Morph., 233 (3): 267-286
- Rage J.-C., Roček Z. (1989):** Redescription of *Triadobatrachus massinoti* (Piveteau 1936), an anuran amphibian from the Early Triassic. - Palaeontographica Abr. A., 206: 1-16

- Ritland R.M. (1955):** Studies on the post-cranial morphology of *Ascaphus truei*. - J. Morphol., 97: 119–177
- Roček Z. (2000):** Mesozoic Anurans, In: Heatwole H a Carroll R (eds.): Amphibian biology, Vol. 4 - Palaeontology, Surrey Beatty and sons, Chipping Norton, Australia, 1297-1333
- Roček Z. (2002):** Historie obratlovců: Evoluce, fylogeneze, systém. - Academia, Praha
- Roček Z., Rage J.-C. (2000):** Proanuran stages (*Triadobatrachus*, *Czatkobatrachus*), In: Heatwole H a Carroll R (eds.): Amphibian biology, Vol. 4 - Palaeontology, Surrey Beatty and sons, Chipping Norton, Australia, 1285-1296
- Ročková H., Roček Z. (2005):** Development of the pelvis and posterior part of the vertebral column in the Anura. - J. Anat., 206: 17-35
- Sedláčková L. (1999):** Srovnání ontogenetického vývoje skeletu kuňky obecné (*Bombina bombina*) a kuňky žlutobřiché (*Bombina variegata*). - Diplomová práce, Brno
- Sheil C. A. (1999):** Osteology and skeletal development of *Pyxicephalus adspersus* (Ranidae). - J. Morphol., 240 (1): 49-75
- Shubin N. H., Alberch P. (1986):** A morphogenetic approach to the origin and basic organisation of the tetrapod limb, In: MK Hecht, B Wallace and G Prance (eds) – Evolutionary Biology, Plenum Press, NY, USA, 319-387
- Shubin N. H., Daeschler E. B., Jenkins F. A. (2006):** The pectoral fin of *Tiktaalik roseae* and the origin of the tetrapod limb. – Nature, 440: 764-771
- Shubin N. H., Jenkins F. A. (1995):** An early jurassic jumping frog. – Nature, 377: 49 - 52
- Stephenson E. M. (1960):** Skeletal characters of *Leiopelma hamiltoni*. - Trans. R. Soc. New Zealand, 88 (3): 473-488
- Szarski H. (1962):** The origin of the Amphibia. - The Quarterly Review of Biology, 37 (3): 189-241
- Trueb L. (1973):** Bones, frogs and evolution. In: JL Vial (ed.), Evolutionary biology of the anurans, Columbia, Univ. Missouri Press, 65-132
- Trueb L., Hanken J. (1992):** Skeletal development of *Xenopus laevis* (Anura, Pipidae). - J. Morphol., 214: 1-41
- Trueb L., Pugener L. A., Maglia A. M. (2000):** Ontogeny of the Bizzarre. An osteological description of *Pipa pipa*. - J. Morphol., 243 (1): 75-104
- Trueb L., Ross C. F., Smith R. (2005):** A new pipoid anuran from the Late Cretaceous of South Africa. - Journal of Vertebrate Paleontology, 25 (3): 533-547
- Vorobyeva E. I. (2009):** Morphogenetic Approach to the Formation of Paired Limbs. - Biology Bulletin, 36 (2): 139-147

- Wassersug R. J. (1976):** A procedure for differential staining of cartilage and bone in whole formalin-fixed vertebrates. - *Stain Technology*, 51 (2): 131-134
- Westoll T. S. (1943):** The origin of the primitive tetrapod limb. - *Proc. R. Soc. London*, 131 (865): 373-393
- Wiens J. J. (1989):** Ontogeny of the skeleton of *Spea bombifrons* (Anura: Pelobatidae). - *J. Morphol.*, 202: 29-51
- Wild E. R. (1997):** Description of the adult skeleton and developmental osteology of the hyperossified horned frog *Ceratophrys cornuta* (Leptodactylidae). - *J. Morphol.*, 232 (2): 169-206
- Wild E. R. (1999):** Description of the chondrocranium and osteogenesis of the *Chacophrys pierotti* (Leptodactylidae). - *J. Morphol.*, 242: 229-246
- Zweifel R. G. (1956):** Two pelobatid frogs from the Tertiary of North America and their relationships to fossil and recent forms. - *American Museum Novitates*, 1762: 1-45